

Série A, n° 338

N° D'ORDRE
1001

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

M. A. CLIGNY

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES,
ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE.

1^{re} THÈSE. — VERTÈBRES ET CŒURS LYMPHATIQUES DES OPHIDIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 Juin 1899, devant la Commission
d'examen.

MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,
GIARD,

} *Examineurs.*

LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1899.

Série A, n° 338

N° D'ORDRE
1001

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

M. A. CLIGNY

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES,
ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE.

1^{re} THÈSE. — VERTÈBRES ET CŒURS LYMPHATIQUES DES OPHIDIENS.

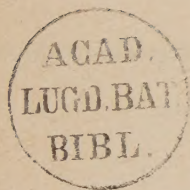
2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 Juin 1899, devant la Commission
d'examen.

MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,
GIARD,

} *Examineurs.*



LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1899.

UNIVERSITE DE PARIS.

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

MM.

Doyen.....	DARBOUX, professeur..	Géométrie supérieure.
Professeur honoraire..	HERMITE.	
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST	Chimie.
	LIPPMANN.....	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
	PICARD.....	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
Professeurs	Y. DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	G. BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE.....	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS.....	Géologie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF.....	Astronomie physique.
	KCENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	N... ..	Chimie organique.
Professeurs adjoints...	{ CHATIN	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	{ PELLAT.....	Physique.
	{ PUISEUX.....	Mécanique et Astronomie.
Secrétaire	FOUSSEREAU.	

A mes Maîtres

Messieurs les Professeurs Giard et Boussay

Hommage d'affectueux respects



Digitized by the Internet Archive
in 2026

VERTÈBRES ET CŒURS LYMPHATIQUES DES OPHIDIENS,

PAR

A. CLIGNY,

Agrégé des Sciences Naturelles,

Ancien élève de l'École Normale Supérieure.

(Planches V-IX).

PRÉFACE.

Tant de savants se sont proposé l'étude de la vertèbre qu'il peut sembler présomptueux de s'y attaquer à nouveau avec l'inexpérience d'un débutant. Certes, le dernier mot n'a pas été dit, en ce difficile problème : loin d'être devenue limpide et irréfutable, la solution demeure obscure, et des opinions diverses subsistent, entre lesquelles il faut choisir ; mais nous devons craindre un échec devant les difficultés qui ont arrêté des hommes comme OWEN, HUXLEY, GEGENBAUR, COPE, BAUR et GÖTTE pour ne citer que les plus grands. A passer derrière eux, on court grand risque de glaner seulement des détails sans intérêt.

Malgré toutes ces prévisions fâcheuses, et des difficultés matérielles très grandes, nous avons été séduit par l'ampleur même de la question : nous l'avons abordée avec le désir de la connaître plutôt que de la résoudre, avec l'intention de revoir ce que d'autres ont vu, et de prendre enfin position dans le débat en connaissance de cause ; le reste est venu par surcroît, et si nous avons eu le bonheur de faire un pas en avant, nous apportons la promesse d'en faire quelques autres plus tard, ayant surmonté les difficultés d'une science dont les abords sont ardu.

Nous nous sommes dès le premier jour heurté à une bibliographie considérable, et d'autant plus complexe que le problème a été entrepris par des faces diverses et des méthodes extrêmement différentes ; trop souvent les divers savants se sont insuffisamment préoccupés des résultats acquis en dehors d'eux. Les paléontologistes sont venus d'abord, avec des pièces capitales d'une étonnante diversité, et ils ont tenté d'établir sur ces seuls documents l'histoire de la vertèbre : le vice de la méthode est flagrant : à considérer la vertèbre isolément, telle que peut la fournir un fossile, on perd le sens du rôle et de la subordination des diverses parties : on risque de méconnaître ce qui est essentiel, ou ce qui est accident, adaptation particulière ; et les mécomptes ont été surtout nombreux aux époques où l'enchaînement des espèces était ignoré, où la phylogénie des groupes n'était point connue. L'anatomie comparée des vertébrés actuels a fourni des documents supplémentaires ; mais, par une étrange erreur, l'étude en fut faite presque toujours comme si le squelette était isolé ; l'on a volontairement négligé les précieux renseignements fournis par les organes voisins.

Presque simultanément, et parallèlement à ces chercheurs, les embryologistes abordaient le problème par une autre face : là encore, les efforts furent très dispersés : tel qui étudiait les Poissons ignora ce qui fut fait sur les Batraciens ou les Reptiles ; tous d'ailleurs ont laissé de côté les problèmes que la paléontologie mettait en lumière pour en aborder de nouveaux. L'histologie et l'histogénèse ont préoccupé par dessus tout les embryologistes et l'on a discuté sans fin le rôle de la chorde, la nature et l'origine des couches qui l'entourent : on a suivi avec plus de patience que de bonheur la transformation des tissus, la différenciation des cartilages, l'apparition des os. L'homologation des parties n'a été tentée qu'en ces dernières années, avec une certaine timidité, et l'essai n'a pas encore donné tout ce que l'on est en droit d'en attendre. Il nous a paru intéressant de reprendre ces recherches embryogéniques avec la préoccupation constante de confronter leurs résultats et ceux de la paléontologie ou de l'anatomie comparée : bien souvent il nous a suffi d'opposer les unes aux autres diverses hypothèses classiques, et de leur opposer à toutes des faits connus depuis longtemps, pour arriver à des résultats intéressants. Enfin nos recherches personnelles permettent de confirmer ou de modifier certaines théories anciennes.

*
* *

Nos études ont porté spécialement sur les Ophidiens, et nous allons brièvement indiquer les raisons de ce choix. Les Reptiles sont, de tous les Vertébrés, ceux que l'on a le moins étudiés par la méthode embryologique ; les difficultés de l'incubation, la grosseur de l'œuf et l'abréviation correspondante du développement, la taille minime des éléments cellulaires, expliquent assez la rareté des recherches sur un objet pareil. Pourtant la richesse des documents paléontologiques, le nombre des pièces connues, leur variété, la multiplicité des problèmes qu'elles soulèvent étaient bien faits pour tenter les naturalistes, et nous avons été séduit par la fécondité possible d'un pareil sujet.

D'autre part, entre tous les Reptiles nous avons préféré les Ophidiens qui sont moins étudiés, et qui présentent à notre sens un intérêt tout spécial : beaucoup de questions exigent la comparaison des vertèbres caudales aux vertèbres du tronc : or cette comparaison doit être singulièrement facilitée par l'étude de la zone intermédiaire, par l'observation des vertèbres qui graduellement se modifient entre une région et l'autre. Pareille étude est difficile chez les animaux munis de pattes puisque la région intermédiaire est encombrée par un complexe osseux, pattes et ceintures ; de plus toutes les pièces se sont modifiées, adaptées au rôle spécial de la région, et il devient très difficile de reconnaître les éléments primitifs sur les vertèbres pareillement défigurées. Il nous a paru intéressant de choisir des Reptiles privés de pattes et conséquemment de sacrum, où rien ne vient interrompre la transformation progressive d'une région dans l'autre, la continuité des modifications.

L'on peut nous objecter que les Ophidiens dérivent de types non rampants, et que la région sacrée n'a plus rien de primitif. Bien mieux l'on pourrait croire que le plan archaïque, bouleversé une première fois par l'apparition des membres, l'a été davantage encore quand ceux-ci ont disparu : il y a eu deux modifications successives et l'on imagine tout d'abord que l'aspect final en est d'autant plus éloigné de l'organisation première.

Nous montrerons qu'il n'en est rien ; et le second phénomène a remis les choses sensiblement en l'état : il a défait en partie ce qu'avait fait le premier, et l'évolution seconde a été dans une certaine mesure inverse de l'évolution première.

Pour plus de sécurité nous avons comparé nos Ophidiens (*Vipera aspis*, *Coronella lævis*) à quelques Sauriens et tout particulièrement à l'Orvet : la comparaison nous a fourni des faits et des idées que nous exposerons plus loin : enfin nous avons revu sur divers animaux (Batraciens et Reptiles) certaines dispositions insuffisamment décrites par les auteurs.

Ce travail a été poursuivi longtemps au laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale ; il a été terminé au laboratoire d'Herpétologie au Muséum.

J'adresse à MM. GIARD et HOUSSAY l'expression de mon affectueuse gratitude pour la sollicitude qu'ils m'ont toujours témoignée, pour leur enseignement et pour les conseils qu'ils m'ont prodigués ; je tiens également à remercier M. VAILLANT, professeur au Muséum qui a bien voulu m'ouvrir son laboratoire et ses collections.

*
* *

Nous nous sommes proposé d'étudier la côte des Ophidiens, et la majeure partie de ce mémoire y sera consacrée : mais nous avons dû reprendre quelques questions connexes comme celles de l'appareil lymphatique, de la resegmentation vertébrale et de l'anneau intervertébral, des hœmapophyses et hypapophyses ; et nous avons ajouté ainsi quelques chapitres annexes strictement réduits aux indications nécessaires pour l'intelligence de la côte.

Au cours de notre étude nous avons abordé d'autres questions qui feront l'objet de notes ultérieures.

Nous commencerons par une revue succincte des faits et des théories relatifs aux côtes des Poissons et des Batraciens :

1^{er} CHAPITRE. — *Les côtes des Poissons et des Batraciens.*

Nous serons conduit à admettre pour la côte une double origine et nous étudierons les divers arguments que l'on peut invoquer ou que l'on a invoqués pour le démontrer.

2^e CHAPITRE. — *Les pleurapophyses caudales des Sauriens.*

3^e CHAPITRE. — *La tête de la côte.*

1^{er} §. — *Côtes bicipitales et côtes unicipitales.*

2^e §. — *La côte des Ophidiens.*

4° CHAPITRE. — *Les côtes et pleurapophyses bifides (lymphapophyses).*

Ce chapitre comprendra cinq paragraphes.

1^{er} §. — *Les côtes et apophyses lymphatiques de la Vipère.*

2° §. — *Cœurs lymphatiques de la Vipère.*

3° §. — *Cœurs lymphatiques de la Couleuvre.*

4° §. — *Cœurs lymphatiques de l'Orvet.*

5° §. — *Discussion des homologues.*

5° CHAPITRE. — *L'anneau intervertébral.*

6° CHAPITRE. — *Les hæmapophyses et les hypapophyses.*

I.

COTES DES POISSONS ET DES BATRACIENS.

On sait que le *Polypterus* possède à chaque vertèbre deux paires de côtes superposées, et l'on remarque que les plus dorsales d'entre elles sont bien développées et très longues dans la partie antérieure du corps ; mais à mesure qu'on approche de la queue, on les voit se réduire ; inversement, les autres sont très rudimentaires dans la région antérieure, et progressivement elles augmentent de taille au point que vers la queue elles l'emportent beaucoup sur les côtes dorsales : l'anus franchi, on les voit converger de plus en plus, et passer insensiblement aux hæmapophyses par contact et soudure de leurs extrémités distales (DOLLO [2]) (*).

Cette remarque, faite déjà par HATSHECK, a une très grosse importance car elle jette une lumière inattendue sur un problème très complexe et des plus controversés ; nous en rappellerons brièvement les termes essentiels.

Les Sélaciens (au moins les Squalidés) ont à chaque vertèbre une paire de côtes, noyées en pleine musculature : elles sont situées à l'intersection des myosepta transverses qui séparent les myotomes, et du *septum horizontal* qui va de la colonne vertébrale à la ligne

(*) Les chiffres entre crochets [] renvoient à l'index bibliographique (page).

latérale : au contraire, chez la plupart des Ganoïdes, des Dipneustes et des Téléostéens, les côtes sont situées au bord même des myosepta transversaux, tout contre le *péritoine* : elles occupent ainsi une position plus ventrale que celle des côtes de Sélaciens, et au surplus s'appuient plus bas sur le centre vertébral. Pourtant, HASSE, BORN, BALFOUR et PARKER, GRASSI, admettent l'homologie de toutes ces pièces ; GEGENBAUR lui-même avait partagé cette opinion dans son travail sur le squelette du Lépidostée. Tous expliquaient l'anomalie de position par un simple déplacement, une migration de la côte dans le myoseptum transverse, et cette interprétation leur paraissait confirmée par le cas du Lépidostée, où les côtes sont noyées à leur partie proximale dans le péritoine, et s'élèvent ensuite par leur extrémité distale, tout en restant dans le myoseptum transverse.

GÖTTE, HATSHECK, RABL, WIEDERSHEIM, BAUR, et GEGENBAUR lui-même en des travaux plus récents, ont admis que les côtes des Sélaciens ne sont pas homologues à celles des Poissons osseux. GÖPPERT [2] est venu confirmer l'interprétation nouvelle par des faits suggestifs ; et nous admettons avec DOLLO, que l'ancêtre commun possédait à la fois deux systèmes de côtes, les deux systèmes que nous retrouvons encore sur le *Polypterus* et à un moindre degré sur le *Calamoichthys* ; cette permanence des deux systèmes serait même assez fréquente, d'après GÖPPERT ; les Salmonides et les Clupeides possèdent des côtes inférieures (péritonéales) comme tous les Téléostéens ; mais en outre ils ont un certain nombre d'arêtes, trois paires en général pour chaque vertèbre : or BRUCHS a montré il y a longtemps que parmi ces arêtes, une paire et une seule présente une ébauche cartilagineuse, et l'observation a été plusieurs fois confirmée : il y a donc là une pièce appartenant au squelette primordial, une véritable côte coexistant avec la côte péritonéale : quant aux autres arêtes, elles sont de simples ligaments ossifiés. GÖTTE et GÖPPERT ont observé les mêmes faits sur un Plectognathe, le *Monacanthus penicilligerus*. Rappelons encore que CUVIER [2] avait sur les Scomberoïdes, trouvé deux côtes superposées ; peut-être même en est-il ainsi chez les Percoïdes.

Il n'est pas jusqu'aux Sélaciens qui ne présentent accidentellement des traces de duplicité pour la côte : PARKER en a signalé chez *Carcharias*, et GÖPPERT chez *Cestracion Philippi*. Ce ne sont pas des traces de la côte inférieure qui ont été ainsi trouvées : ce sont de petits cartilages qui coexistent parfois dans la queue avec l'arcad

hœmale : or on admet que les hœmapophyses des Sélaciens sont des côtes ventrales, et que du système double de l'ancêtre il a persisté seulement les côtes dorsales dans le tronc, les côtes ventrales ou inférieures dans la queue (ces dernières transformées en hœmapophyses) ; le cartilage qui les surmonte serait par conséquent l'homologue de l'autre côte.

Ainsi les Poissons possèdent *typiquement* deux paires de côtes par somite, mais l'une d'elles est habituellement atrophiée : ces deux paires de côtes qui coexistaient chez les ancêtres des poissons, ont subsisté dans certaines formes peu différenciées qui nous intéressent particulièrement car elles sont les ancêtres des Vertébrés aériens (Crossopterygiens et Dipneustes) voire même chez certains Ganoïdes archaïques, et les plus primitifs des Téléostéens.

Ce point admis l'on découvre immédiatement la solution d'un problème qui a passionné deux générations de naturalistes ; l'on a cherché longtemps quelle est la signification des arcades hœmales, et quel rapport ces pièces peuvent avoir avec les côtes : elles représenteraient dans la queue les côtes inférieures ou péritonéales, devenues convergentes après la disparition du tube digestif et la réduction des viscères qui l'accompagnaient ou tout au moins les apophyses qui supportaient ces côtes inférieures.

C'est un point que nous discuterons du reste un peu plus loin.

Les Crossopterygiens, ou des poissons voisins, qui forment la souche probable des Vertébrés aériens possédaient encore deux paires de côtes distinctes : que sont-elles devenues chez les Stépédifères et particulièrement chez les plus inférieurs d'entre eux, les Batraciens.

DOLLO à cet égard s'exprime ainsi : « Dans le tronc la côte ventrale a disparu totalement ou presque, la côte dorsale est généralement bien développée. Dans la queue la côte dorsale est devenue rudimentaire et a même fini par s'évanouir complètement, la côte ventrale forme l'hœmapophyse comme chez les Ganoïdes et les Dipneustes ». Bref les choses se seraient passées comme elles se sont passées bien antérieurement pour les Sélaciens. CLAUS a proclamé après divers auteurs l'existence de côtes dans la queue des Batraciens et des Amniotes et cela même sur les vertèbres qui portent des hœmapophyses. Cette observation faite aussi par GÖRTE et par divers auteurs est un argument irréfutable contre l'opinion de GEGENBAUR dont DOLLO se fait ici l'écho, à savoir que les hœmapophyses sont homologues aux côtes (péritonéales) des Poissons.

En examinant le squelette des Urodèles qui sont les plus primitifs des Batraciens actuels, on observe qu'il y a dans le tronc une seule paire de côtes par vertèbre, et cette côte unique se trouve placée en majeure partie dans le myoseptum horizontal, c'est-à-dire à l'endroit même où se trouve la côte supérieure des Poissons : mais là s'arrête la ressemblance : au lieu d'être une simple baguette plus ou moins arquée et appuyée par son extrémité profonde sur le corps vertébral, la côte unique des Batraciens présente une forme et des connexions plus compliquées. Nous empruntons à l'excellent travail de GÖPPERT [3] la figure ci-contre (fig. 1) qui représente en section la vertèbre et

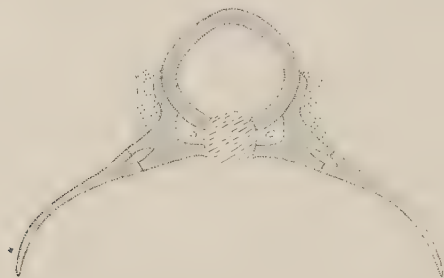


FIG. 1. — *Menobrachius lateralis*. — Vertèbre sacrée (d'après GÖPPERT).

la côte sacrée de *Menobrachius lateralis*, qui est un Urodèle très primitif : entre la côte et la vertèbre s'interpose une pièce basale (Basalstumpf) qui s'appuie à la fois sur le centre et sur l'arcade neurale en laissant néanmoins entre ses points d'appui un vide assez considérable où se loge l'artère vertébrale collatérale : vers l'extérieur, cette pièce basale à deux racines, se prolonge pour donner deux apophyses superposées auxquelles s'appuient deux rameaux superposés de la côte ; celle-ci est donc bifurquée à son extrémité interne. Et si nous passons de la vertèbre sacrée à une vertèbre prise dans le tronc, nous verrons la bifurcation s'accroître encore, en ce sens que la longueur des deux branches s'accroît dès que leur écartement augmente : la branche inférieure conserve sensiblement le même niveau et la même direction tandis que la branche supérieure se dirige vers un point de plus en plus élevé de la pièce basale : il est vrai qu'en même temps cette branche supérieure diminue de calibre : il lui arrive même d'être réduite à une mince baguette et de perdre sa partie supérieure qui est alors remplacée par un ligament ; l'apophyse correspondante de la pièce basale subit une réduction parallèle.

Sur les vertèbres du tronc de *Salamandra maculosa* ces choses sont encore très apparentes, (fig. 2), bien que le genre soit sensiblement

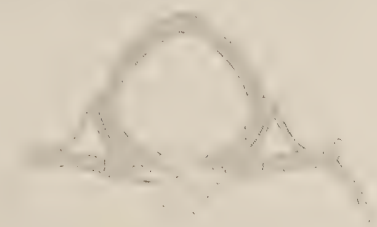


FIG. 2. — *Salamandra maculosa*. — Quatrième vertèbre thoracique (d'après GÖPPERT).

moins primitif : on y voit encore la pièce basale avec ses deux points d'appui, ses deux pleurapophyses correspondant à deux têtes de la côte. Mais ici la racine inférieure ou centrique de la pièce basale est réduite à un mince tractus fibreux occupant sa place normale et passant au-dessous de l'artère vertébrale collatérale. GÖTTE qui l'avait signalé en 1875, et reproduit à nouveau dans son mémoire de 1879, avait méconnu la véritable valeur de ce tractus qu'il considérait alors comme une formation secondaire. A cause même de cette atrophie la tête ventrale a cherché plus haut son point d'appui et repose maintenant presque à hauteur de l'arcade neurale : on voit que dans cette position nouvelle le point d'appui de la tête costale inférieure se trouve reporté au-dessus de l'artère vertébrale collatérale.

Ainsi les Poissons nous ont présenté deux côtes appuyées l'une et l'autre sur le centre vertébral ; (1) les Batraciens n'ont plus qu'une côte à deux têtes ; la tête inférieure s'appuie sur le corps de la vertèbre alors que la tête supérieure s'appuie sur l'arcade neurale dans les Urodèles primitifs comme *Menobanchus*. Enfin les deux têtes viennent gagner l'arcade neurale dans les Urodèles moins primitifs comme la Salamandre et surtout le Triton. Déjà HASSE et BORN ont montré que les côtes ont une tendance à quitter leur position primitive pour gagner un niveau de plus en plus élevé : et cette vue se confirme par l'étude des Reptiles (vertèbres cervicales de *Sphenodon* etc.).

Mais la côte des Batraciens n'est pas seulement bifide à son

(1) Par exception le *Rhodeus amarus* et quelques autres Poissons présentent déjà une ascension de la côte ventrale vers l'arcade neurale.

extrémité proximale ; elle l'est encore à son extrémité libre ou distale, et la bifurcation est très marquée sur les premières côtes de *Menobranchus* comme sur celles de la Salamandre.

Malgré ces curieuses particularités HATSCHECK a proclamé l'homologie des côtes de Batraciens aux côtes supérieures des Poissons, et de *Polypterus* en particulier : il en résulte naturellement l'homologie des côtes supérieures du *Polypterus* aux côtes des Amniotes car personne n'a contesté l'identité de ces dernières et des côtes de Batraciens. RABL dans sa théorie du mésoderme partage cette opinion en insistant particulièrement sur l'identité de position des pièces comparées, sur le rapport invariable des côtes en question avec le myoseptum horizontal. BAUR conclut dans le même sens ; mais alors, comment expliquer la bifurcation proximale et la bifurcation distale de la côte ?

DOLLO qui s'est rallié à l'opinion classique dans les termes que nous avons rapportés propose dans le même mémoire une interprétation toute différente qui aurait le mérite d'expliquer commodément la bifidité de la côte : nous allons l'exposer en lui opposant d'abord celle de GÖPPERT et aussi certaines observations anciennes avec d'autres qui nous sont personnelles.

DOLLO s'exprime ainsi en entourant d'ailleurs son hypothèse de réserves formelles : « On sait que beaucoup de Vertébrés ont des côtes bicipitales de types variés. Il y a lieu de se demander si ces sortes de côtes ne renferment pas à la fois des éléments de la côte dorsale et de la côte ventrale. En effet l'on a constaté que les côtes bicipitales sont formées par la soudure prématurée de deux côtes indépendantes superposées. Dans la queue où les côtes ventrales se réunissent pour constituer les hœmapophyses il n'y a jamais de côtes bicipitales ».

On trouve déjà une indication de cette hypothèse dans un mémoire de SEELEY sur l'organisation des Reptiles : à propos du *Protorosaurus pleneri*, il remarque que l'articulation des côtes à deux têtes pourrait en certains cas évoquer l'idée d'une déviation de l'hœmapophyse et de la pleurapophyse pour former une côte à deux têtes : mais il estime que le plus souvent (en particulier chez beaucoup de Reptiles et chez les Mammifères) la tête supérieure ou tuberculum est une acquisition secondaire).

L'hypothèse de DOLLO se trouve tout entière en germe dans le travail de RATHKE (*Entwicklungsgeschichte der Natter*) ; il avait

déjà remarqué la présence des deux paires de côtes dans beaucoup d'espèces de Perches, Labres, Morues et *Chaetodons*, et en parlant des côtes bifurquées de la Couleuvre, il constate la ressemblance entre cette pièce et l'ensemble de deux côtes d'un Poisson « la seule différence à signaler c'est que chez le Poisson, la branche supérieure, formée en dernier lieu, se sépare de l'autre, et à la place d'une seule côte bifide, on observe deux côtes séparées dont l'une, mobile, repose au-dessus de l'autre ».

L'importance de cette hypothèse est extrême car elle implique et explique la notion suivante : dans toute la série des Vertébrés aériens les côtes sont primitivement à deux têtes, les côtes à une seule tête dérivent du type bicipital par réduction. Cette notion découle de l'hypothèse faite par DOLLO : elle peut être établie a priori sur des arguments tirés de la paléontologie et de l'anatomie comparée, enfin nous essaierons de l'établir d'une façon nouvelle par la méthode embryologique.

Nous allons examiner d'abord le premier argument qui est le plus important puisqu'il constitue une preuve directe. On le trouve établi d'une façon succincte dans un article d'AUG. MÜLLER (1853) ; l'auteur y dit incidemment que les processus transverses et les côtes des Urodèles ont une double ébauche, et que plus tard ces ébauches se fusionnent sur un court espace. Cette observation brève et un peu vague que n'accompagnait aucune figure demeura longtemps inaperçue, et GÖTTE [1 et 2] crut avoir fait une découverte originale en reproduisant dans son « *Entwicklungsgeschichte der Unke* » certaines remarques d'AUGUSTE MÜLLER. L'on ne commença guère à soupçonner l'intérêt de la question qu'en 1878 : à ce moment FICK exposait à la « Schlesische Gesellschaft für vaterländische Cultur » un travail remarquable sur le développement de la côte : c'était le résumé des faits observés par lui sur *Triton taeniatus*. Il rectifiait d'abord quelques erreurs de GÖTTE sur la prétendue continuité originelle de la vertèbre et de la côte, et ce premier point a été confirmé ultérieurement par GÖTTE [1] lui-même, par BRUCHS pour les Mammifères, par KÖLLIKER pour le Triton, par HASSE et BORN pour le *Monitor*, par HOFFMANN pour les Tortues et les Crocodiliens. Chose plus importante, FICK étudiait la genèse de la tête dorsale : cette tête se forme dans le même tissu, de la même façon, et à la même époque que la tête ventrale et que le corps de la côte. Toutes ces parties apparaissent d'abord au stade précar-

tilagineux comme de simples épaisissements locaux du mésenchyme qui constitue le septum transverse et l'enveloppe même de la corde. Un peu plus tard, au moment où le cartilage se forme, les deux têtes de la côte poursuivent leur évolution d'une façon parallèle.

GÖTTE adopta pleinement les conclusions de FICK sur l'indépendance de la côte et de la vertèbre au moment où apparaît le cartilage : il observe seulement que l'origine phylétique des deux pièces doit être la même et qu'il doit exister un reflet de la continuité primitive, antérieur aux premières différenciations discontinues, attendu que les choses se passent ainsi chez les Sélaciens. Cette continuité primitive est indéniable puisque les débuts du squelette ont été une consolidation étendue du mésenchyme : mais il se peut qu'elle n'ait laissé aucune trace ontogénique chez les Batraciens et les Amniotes en raison du déplacement de la côte dans son ascension dorsale. Le mémoire très court de GÖTTE est accompagné de figures intéressantes, celles-là précisément auxquelles DOLLO fait allusion dans le passage que nous avons cité en dernier lieu. On y voit parfaitement deux côtes superposées correspondant respectivement aux deux têtes costales et aussi aux deux branches de la pleurapophyse : GÖTTE leur donne sans hésiter les noms de côte supérieure et de côte inférieure. Toutes deux sont courbées dans le myoseptum transverse, mais les convexités sont tournées l'une vers l'autre et soudées l'une à l'autre sur un intervalle médiocre : nous reproduisons ici (fig. 3) l'une de ces



FIG. 3. — *Salamandra maculosa*. Troisième côte (d'après GÖTTE).

figures données par GÖTTE ; elle représente la troisième côte de *Salamandra maculosa* : les quatrième et cinquième côtes également représentées dans le mémoire de GÖTTE offrent essentiellement les mêmes particularités ; seulement la soudure y est plus complète et l'extrémité distale de la côte supérieure ne se prolonge plus aussi loin au delà de la soudure. Si les choses sont ainsi, l'hypothèse de DOLLO acquiert une certaine solidité, et nous allons voir que le travail de KNICKMEYER apporte certaines confirmations sur ce point.

KNICKMEYER s'est proposé de compléter l'étude de FICK sur le

Triton taeniatus : il reconnaît comme lui une ébauche précartilagineuse dans le myoseptum ; cette ébauche distincte de la vertèbre offre la forme d'un triangle où l'on remarque une condensation frappante des noyaux sur le bord inférieur et sur le bord supérieur : ces deux cordons de noyaux allongés sont les premiers indices des futures côtes : dans l'un et dans l'autre la différenciation procède de pareille manière ; le cartilage y apparaît simultanément : pour la côte inférieure, ou côte proprement dite de l'auteur, le cartilage débute généralement à l'extrémité distale pour se propager de là par mode centripète ; mais il arrive assez souvent que la différenciation commence par la partie proximale ou même simultanément par les deux extrémités. Cette variation confirmée par GÖPPERT nous montre qu'il ne faut attacher aucune importance au point d'apparition du cartilage et que le sens de propagation ne peut avoir de signification phylétique. L'ébauche de la côte dorsale (dorsale Spange de Kn.) s'étend depuis la branche supérieure jusqu'à l'extrémité distale de la côte ventrale. Le cartilage apparaît tout d'abord au point où les côtes se touchent : pourtant *les cartilages de l'une et de l'autre sont tout d'abord nettement séparés* : ultérieurement d'ailleurs ils se soudent entre eux et le cartilage de la côte dorsale progresse dans le sens centripète jusqu'à la branche correspondante de la pleurapophyse ; les détails de formation sont absolument les mêmes pour l'articulation de cette côte que pour l'articulation de la côte inférieure. Enfin la pleurapophyse présente pareillement deux ébauches simultanées réunies par une faible pièce intermédiaire, mais qui ne peuvent à aucun titre être considérées comme subordonnées l'une à l'autre ; elles apparaissent à la même époque et se développent parallèlement : leur différenciation peut indifféremment précéder ou suivre celle de la côte. Ainsi se trouvent établies l'indépendance originelle des deux côtes et leur identique valeur ; pourquoi l'auteur déclare-t-il que la côte ventrale doit être considérée comme la plus ancienne et la plus importante ? il est d'autant plus difficile de le dire que dans le même passage il nous rapporte que chez les Gymnophiones qui sont les plus anciens parmi les Batraciens qui survivent à notre époque, les mêmes dispositions se rencontrent, et la bifurcation des côtes est encore plus marquée (obs. de WIEDERSHEIM) : l'indépendance même des pleurapophyses est soulignée par le développement très faible de la pièce cartilagineuse qui les réunit ; le seul argument qui paraisse avoir frappé KNICKMEYER, c'est que chez

Spelerpes fuscus l'une des Salamandrines les plus primitives, on ne trouve la côte supérieure que sur quatre vertèbres, alors qu'elle est présente à toutes les vertèbres du tronc chez le Triton : peut-être aussi les moindres dimensions de la côte dorsale ont-elles frappé l'auteur.

Nous retiendrons encore de ce travail, un fait très important qui nous servira en temps utile : chez le *Triton taeniatus* la côte se retrouve avec sa double ébauche à chaque vertèbre du tronc, et même dans la queue elle réapparaît avec cette double ébauche jusqu'à la sixième vertèbre caudale ; or à partir de la troisième vertèbre caudale, il vient s'ajouter aux arcs supérieurs, aux doubles côtes avec leurs pleurapophyses doubles, une pièce nouvelle qui est l'arc inférieur ou *hæmapophyse*.

De la septième vertèbre caudale, jusqu'à l'extrémité du corps on ne trouve plus de côtes mais seulement des pleurapophyses.

Nous arrivons maintenant au travail du GÖPPERT [3], et nous ne reproduirons pas ici toutes ses observations, mais il nous faut insister sur l'interprétation qu'il donne de la tête dorsale, attendu qu'elle est complètement opposée à celle de DOLLO.

Dès la préface de son mémoire, l'auteur rapporte les observations de GÖTTE et de KNICKMEYER sur la double ébauche costale : mais en reconnaissant l'exactitude des faits en question, il leur dénie toute portée, et conteste l'importance de la double ébauche : il n'y faut voir selon lui, qu'une malformation accidentelle plus ou moins fréquente. Il cherche essentiellement à mettre en évidence la continuité de la tête dorsale avec la portion principale de la côte, et par là il arrive à considérer cette tête supérieure comme une simple *excroissance secondaire de la côte*, opinion exprimée déjà par HANS GADOW [2] (1). Il observe que, par suite d'un développement imparfait de cette excroissance, elle peut manquer en tout ou partie, mais en pareil cas un ligament remplace la partie absente qui se trouve ainsi représentée morphologiquement dans tous les cas. Sur la Salamandre comme sur *Menobanchus* on peut observer une réduction notable de la tête dorsale, mais cette réduction est toujours corrélative à celle de la côte elle-même, ce qui enlève à ce fait beaucoup de la portée que GÖPPERT veut lui donner.

(1) SABATIER soutient au contraire que le tuberculum et son point d'appui, la diapo-
physe, sont primitifs, et que la tête ventrale ou capitulum est une néformation.

Il n'a pu retrouver, dit-il, à aucun stade l'indépendance de deux ébauches costales rapprochées en X comme GÖTTE l'a indiqué, et la figure toute schématique qu'il donne et que nous avons reproduite coïncide sensiblement avec celle de GÖTTE, mais demeure infiniment moins explicite. Les détails sur la bifurcation terminale sont assez rares et de peu d'intérêt : bien que l'auteur considère la tête dorsale comme une simple excroissance secondaire de la côte, il n'en est pas moins établi de son propre aveu :

1° Qu'au point d'insertion de l'agrafe dorsale sur la côte, on observe un étranglement qui précise la limite ;

2° Qu'histologiquement et chronologiquement les deux côtes paraissent avoir la même valeur ;

3° Que la tête dorsale est assez souvent isolée de la côte proprement dite et qu'elle peut alors s'y souder ultérieurement ou demeurer libre ;

4° Que la tête dorsale paraît dans certains cas se continuer avec la branche distale supérieure bien qu'il n'y ait pas individualité dans la portion moyenne.

Il ressort de là que le premier argument invoqué par DOLLO est exact, que la côte des Batraciens peut être considérée comme formée de deux ébauches, ainsi que l'avait proclamé GÖTTE. Peut-on considérer ces ébauches comme respectivement homologues à la côte pleurale et à la côte péritonéale des Poissons ?

Les faits observés par GÖTTE sur *Salamandra* et ceux que KNICKMEYER a trouvés sur *Triton taeniatus* donnent à l'hypothèse de DOLLO une certaine vraisemblance : pourtant en 1894 BAUR [13] la combat vivement dans un mémoire publié par l'*Anatomischer Anzeiger* : il y prononce une condamnation sommaire en disant, « si DOLLO avait considéré la musculature, il n'aurait pu conclure de pareille façon » : cette critique est une évidente allusion à la position de la côte des Batraciens qui est placée dans le myoseptum horizontal, alors que les côtes distinctes des Poissons se trouvent respectivement dans le myoseptum horizontal et dans le péritoine : or il est bien évident que deux pièces distinctes et distantes ne peuvent se fusionner sans que l'une d'elles ait abandonné sa position primitive, et si DOLLO a cru pouvoir dire que la côte inférieure est venue se souder à la côte supérieure, il a dû admettre qu'elle aurait pour cela quitté le péritoine ; la question se réduit donc à des

termes très simples : est-il possible que la côte inférieure ait effectué semblable migration ? la chose à priori ne paraît nullement invraisemblable, à telles enseignes que pendant un demi-siècle et davantage, les auteurs les plus autorisés ont admis quelque chose de semblable.

Alors que tous proclamaient l'homologie des côtes dans la série des Poissons, on admettait sans peine que la pièce squelettique pût passer d'une position à l'autre, et l'on indiquait même le cas du Lépidostée comme un exemple de migration imparfaite, la côte occupant encore une position intermédiaire.

Cette migration est d'autant plus acceptable que la côte inférieure des Poissons n'est pas *dans* le péritoine comme on l'a dit presque toujours, mais *contre* le péritoine. C'est une pièce squelettique et par suite elle a des origines mésenchymateuses ; elle peut présenter avec le péritoine, qui est mésodermique, des rapports de contiguïté plus ou moins intimes, mais elle ne lui est nullement liée, comme le prouve l'exemple du Lépidostée. De même, l'extrémité distale de la côte sacrée chez *Menobbranchus* se trouve fort au-dessous du septum horizontal.

Nous observerons au surplus qu'un déplacement des pièces squelettiques vers le haut est absolument indéniable attendu qu'il se produit déjà chez les Poissons et particulièrement pour *Rhodeus amarus* (cf. *supra*) ; la côte des Amphibiens occupe une position plus élevée que la côte supérieure des Poissons puisqu'elle se trouve au niveau de l'arcade neurale ; et nous remarquons qu'elle est d'autant plus élevée que les formes considérées sont moins primitives : il est vrai que dans tous les cas rapportés ici, l'ascension de la côte n'a point détruit les connexions et cette pièce reste toujours incluse dans le myoseptum horizontal : mais il faut bien remarquer que si ce mouvement ascensionnel a frappé simultanément les deux côtes, l'une d'elles devait entraîner presque nécessairement le septum horizontal auquel elle appartient génétiquement. Encore convient-il de signaler de faibles déplacements de la côte par rapport au septum horizontal et GÖPPERT indique que la côte se trouve à la face inférieure du septum chez *Menobbranchus*, tandis qu'elle paraît être à la face supérieure chez *Salamandra*.

Le second argument de DOLLO n'a pas une valeur aussi grande, même si on le suppose fondé en fait : « Dans la queue où les côtes ventrales se réunissent pour constituer les hœmapophyses il n'y a jamais de côtes bicipitales ». Or il peut exister parfaitement dans la

queue ou ailleurs, des vertèbres portant simultanément côtes bicipitales et arcades hœmales; et sans sortir de la classe des Poissons nous pouvons reprendre l'exemple du Maquereau indiqué par CUVIER; dans la classe des Batraciens, la Salamandre possède aux dernières vertèbres du tronc, des rudiments d'hœmapophyses, le *Triton taeniatus* présente aux 3^e, 4^e, 5^e et 6^e vertèbres caudales des côtes bicipitales et des hœmapophyses bien développées. Nous trouverons des exemples du même fait, plus nombreux encore chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères; il nous faut donc conclure: 1^o les hœmapophyses ne sont pas toujours constituées par les côtes péritonéales; 2^o ou bien la première hypothèse de DOLLO est fausse et les côtes bicipitales des Batraciens (nous dirons plus volontiers: les côtes à double ébauche) ne représentent pas à la fois la côte pleurale et la côte péritonéale des Poissons.

Nous verrons plus loin ce dilemme se poser en des termes identiques, pour les Sauriens qui possèdent à la fois des hœmapophyses et des pleurapophyses doubles, celle-ci ayant valeur de doubles côtes (Chapitre II, § 1) et pour les Ophidiens qui ont à la fois des hypapophyses homologues aux hœmapophyses et des côtes morphologiquement bicipitales (Chapitre V).

La côte des Reptiles.

Nous avons exposé assez longuement la genèse des côtes chez les Batraciens urodèles, en insistant spécialement sur l'hypothèse de DOLLO parce qu'elle paraît concorder avec les faits et expliquer beaucoup d'entre eux parmi les plus frappants. Mais déjà sur les Batraciens la vérification est assez difficile et incertaine : nous ne pouvons espérer que les Reptiles en donneront une preuve meilleure alors même qu'on s'adresserait aux types les plus primitifs ; cependant on a invoqué trois indices de la double origine, et ces trois indices nous les examinerons successivement, non seulement pour corroborer ou critiquer l'hypothèse de DOLLO mais encore à raison de l'intérêt immédiat qu'ils présentent :

1° Les pleurapophyses caudales des Sauriens présentent une double ébauche, et d'autre part on peut les homologuer aux côtes, à cela près qu'elles auraient gardé plus fidèlement l'état primitif ;

2° Les côtes les plus primitives seraient les côtes à deux têtes et leur double articulation serait précisément un souvenir de leur double origine ;

3° Dans la région cloacale des Ophidiens et des Sauriens serpenti-formes, on observe des côtes et des pleurapophyses bifides (*lymphapophyses*) que l'on a considérées comme des organes primitifs ayant conservé l'indépendance des éléments costaux.

Nous allons examiner ces trois propositions en autant de chapitres auxquels on pourrait donner les titres suivants :

1° Pleurapophyses caudales des sauriens ;

2° Côtes bicipitales et côtes unicipitales ;

3° Lymphapophyses et côtes lymphatiques.

II.

LES PLEURAPOPHYSES CAUDALES DES SAURIENS.

CUVIER dans ses « ossements fossiles » fait une remarque intéressante sur les vertèbres caudales des Lézards ; c'est que beaucoup d'entre elles sont divisées verticalement dans leur milieu, en deux portions qui se séparent fort aisément. Et cette particularité il l'a trouvée dans les Iguanes et les Anolis : il prévoit qu'on la retrouvera dans toutes les espèces à queue cassante.

Mais il y a quelque chose de plus curieux encore dans ces vertèbres et HYRTL l'a signalé, pour la première fois croyons-nous, en 1853 : la segmentation se fait toujours au niveau des pleurapophyses, et celles-ci se trouvent partagées longitudinalement en deux branches placées à la même hauteur, et solidaires ou non ; il existe en somme une paire de pleurapophyses pour chaque demi-vertèbre. Ces branches sont généralement contiguës à leur racine, mais il arrive fréquemment qu'elles soient divergentes par leur extrémité distale : en outre, elles peuvent aussi se trouver réunies par une lamelle osseuse assez mince qui laisse deviner leur indépendance réelle. En pareil cas il subsiste un trou entre leurs racines, un foramen transverse, et parfois une échancrure à l'extrémité libre.

Enfin la pleurapophyse peut paraître simple quand la soudure est très précoce mais le foramen transverse est généralement là pour trahir la double origine, c'est en particulier le cas de l'Orvet.

HYRTL donne une liste assez longue des types qui présentent la particularité en question ; on remarque qu'elle ne se rencontre pas dans les Iguanides de l'ancien monde (bien qu'elle soit réalisée dans ceux de l'Amérique) dans les Caméléons, les Varans, et les Dragons, qui sont parmi les familles les plus élevées de la classe. COPE est venu plus tard compléter la liste après examen d'une collection nombreuse où figuraient surtout des *Lacertilia* américains. Nous avons nous-même publié une note sur ce sujet.

LEYDIG et GÖRTE ont étudié particulièrement les pleurapophyses caudales de l'Orvet, et vérifié la prévision de HYRTL : il est exact que cette pièce possède à un stade assez jeune deux ébauches

distinctes, et le foramen transverse n'est que le fond de l'encoche qui les sépare : plus tard les deux pièces subissent une condescence mais on les distingue toujours par un sillon supérieur et un sillon inférieur qui marquent la soudure.

HYRTL avait insisté sur ce point qu'en général la segmentation ne laisse pas de trace aux caudales antérieures, et par l'examen d'un certain nombre de squelettes nous sommes arrivés à la même conclusion : pourtant nous avons relevé des traces indéniables de bifidité sur certaines pleurapophyses de la région, en particulier à la première caudale de *Zonurus giganteus* où les deux éléments soudés, demeurent distincts néanmoins, 1° parce qu'ils sont d'inégale longueur ; 2° parce qu'il subsiste un sillon à la face inférieure. Nous avons même retrouvé des traces analogues à la deuxième vertèbre sacrée d'*Iguana tuberculata* avec cette particularité que les deux branches ont subi une torsion, en sorte que l'élément postérieur vient croiser par dessous l'élément antérieur, et qu'il subsiste un hiatus au point de croisement, un véritable foramen transverse *horizontal*.

Sur les pleurapophyses de l'Orvet le foramen transverse se retrouve jusqu'aux premières caudales ainsi que GÖTTE l'a reconnu. Nous l'avons même retrouvé aux pleurapophyses de la deuxième vertèbre sacrée, c'est-à-dire à la deuxième lymphapophyse, et il a sur cette pièce la disposition habituelle. HYRTL et COPE ont cru retrouver les deux éléments des pleurapophyses dans les deux branches des lymphapophyses : nous montrerons plus loin qu'ils se sont trompés sur ce point.

Chez les Ophidiens, nous n'avons pu relever aucune trace de bifidité, aucun foramen transverse aux pleurapophyses, ce qui s'expliquerait soit par la solidarité parfaite des deux éléments, soit par l'atrophie de l'un d'eux. (On observe parfois une pareille atrophie chez les Sauriens et en particulier GÖTTE la signale aux premières pleurapophyses caudales des Lézards). Ici encore, les auteurs ont assimilé les lymphapophyses à des pleurapophyses doubles, et l'erreur est encore plus flagrante que pour l'Orvet.

En résumé les pleurapophyses caudales présentent chez les Sauriens (réserve faite de quelques groupes supérieurs, une ébauche double ou une bifidité permanente. Cette bifidité a été considérée comme accessoire par les auteurs qui s'en sont occupés (à l'exception de GÖTTE) ; aucun d'eux du reste ne s'est mis en peine de justifier son assertion.

Nous pensons, au contraire, que cette bifidité est primitive, partant très importante : sa grande généralité surtout dans les groupes inférieurs, son apparition précoce dans l'ontogénie, sa persistance inexplicable par les conditions physiologiques actuelles, nous montrent de façon formelle qu'il s'agit d'un souvenir ancestral, déjà frappé d'une certaine régression, déjà disparu dans les types les plus différenciés.

Nous avons montré ailleurs que ces pleurapophyses doubles avaient conservé leur indépendance maxima, au point précis où l'on doit s'attendre à retrouver les caractères ancestraux, vers le milieu de la queue : plus près du cloaque, les adaptations doivent masquer l'état primitif, car cette région joue un rôle important dans la progression, le rejet des excréments, et les actes sexuels ; à la pointe de la queue, les dispositions ancestrales disparaissent par rudimentation.

Mais ce n'est pas tout ; le dédoublement des pleurapophyses n'est pas un fait isolé ; il est corrélatif à *la segmentation du complexe vertébral tout entier* ; il coïncide avec une véritable segmentation du corps vertébral, et cela non seulement chez les Sauriens inférieurs (HYRTL, COPE) mais encore chez les Anguidiens qui sont des Sauriens très différenciés, et la même segmentation se retrouve jusque chez les Ophidiens ; c'est là un fait considérable que nous établirons plus loin et nous en tirerons à ce moment des conséquences supplémentaires.

Enfin la segmentation qui frappe à la fois pleurapophyses et corps vertébral, s'étend jusqu'aux arcades neurales ; il y a longtemps que ce fait a été établi pour les Poissons, les Batraciens, et certains Reptiles ; GÖTTE l'a étendu aux Ophidiens et nos recherches confirment absolument ses résultats. Il est parfaitement exact que l'on voit apparaître l'arcade neurale en deux temps : tout d'abord elle est réduite à une paire de baguettes qui reposent sur la partie antérieure du corps vertébral, et la moelle à ce moment se trouve découverte dans la moitié postérieure de la vertèbre : *plus tard* apparaissent de nouvelles baguettes supportées par l'arrière du corps vertébral, et quand ces baguettes se soudent à leurs voisines, il subsiste des traces de leur indépendance primitive : en particulier un sillon vertical marque leur limite tant à la face interne qu'à la face externe de la voûte neurale.

Tout ceci nous montre que la bifidité des pleurapophyses est une disposition primitive et que l'indépendance des deux pièces composantes a été plus grande autrefois qu'elle ne l'est actuellement.

Mais d'autre part CLAUS a montré que ces pleurapophyses caudales sont primitivement indépendantes de la vertèbre (LUVIER avait déjà fait pareille remarque pour celles de Crocodiliens) : elles occupent la même place que les côtes du tronc : on peut donc les considérer comme des côtes caudales et proclamer que les vertèbres de cette région supportent deux paires d'arcs pleuraux.

Si l'on refuse de voir dans ces pièces de véritables côtes, et si on les tient pour de simples pleurapophyses, il est naturel tout au moins de les comparer aux pleurapophyses caudales des Urodèles : or parmi celles-ci, les antérieures sont doubles et supportent des côtes à doubles têtes ; les suivantes sont doubles et ne supportent rien : on peut donc proclamer à coup sûr que la bifidité des pleurapophyses révèle l'existence des côtes bicipitales qui se sont ultérieurement atrophiées ou soudées à leurs points d'appui.

La seule différence entre ces pleurapophyses caudales des Sauriens et celles des Urodèles c'est que dans le premier cas les éléments de la pleurapophyse sont successifs (placés au même niveau horizontal) tandis que dans le second cas, ils sont superposés.

Remarquons enfin que les pleurapophyses doubles coexistent sur les vertèbres avec des hœmapophyses et qu'il existe ainsi trois paires d'arcs par somite sans compter les pièces neurales : c'est un argument nouveau contre l'hypothèse de DOLLO, et celle-ci ne peut-être acceptée que sous le bénéfice de certains amendements et nous dirons : les deux paires de côtes des Poissons primitifs se retrouvent dans la queue des Sauriens, et elles se sont rassemblées ou même soudées pour constituer des pleurapophyses doubles : l'arcade hœmale n'est pas une côte inférieure, mais tout au plus l'apophyse basilaire ou la partie proximale de la côte inférieure.

GÖTTE avait bien reconnu l'indépendance primitive des éléments qui constituent ces pleurapophyses ; mais il n'avait pas tenté de les homologuer aux deux côtes des Poissons ; il admettait seulement que ces arcs distincts se sont appuyés jadis sur deux fragments distincts et successifs de la vertèbre (pleurocentre et intercentre). HAY [3] oppose à cette hypothèse une objection : si deux arcs distincts s'appuient à la vertèbre, l'un d'eux pourra bien se trouver dans le myoseptum transverse, mais non l'autre ; et ce dernier devra se trouver noyé en pleine musculature, ce qui se conçoit difficilement. L'objection nous paraît péremptoire, et nous sommes conduit par là à penser que les deux arcs devaient être tous deux dans le myoseptum transverse,

c'est-à-dire superposés, tant qu'ils sont demeurés distincts : c'est seulement à l'époque de leur soudure qu'ils ont pu subir une rotation pour se placer au même niveau. *Ainsi jusqu'à leur réunion les deux pièces distinctes ne pouvaient être que superposées, et par suite, elles occupaient les positions respectives des deux côtes de Poissons.*

III

LA TÊTE DE LA COTE.

§. I

COTES BICIPITALES ET COTES UNICIPITALES.

On sait que les Reptiles actuels, et mis à part l'*Hatteria*, peuvent se diviser en trois ordres naturels : celui des *Squammata* (*sauria*, *ophidia*), celui des *Crocodilia* et enfin celui des *Testudinata* ; or il se trouve que dans toute l'étendue du premier groupe on observe exclusivement des côtes unicipitales, tandis que les *Crocodilia* possèdent des côtes à deux têtes : les *Testudinata* présentent une telle déformation de la tête qu'il est difficile à première vue de conclure sur ce point et nous y reviendrons tout à l'heure. Ce caractère différentiel des côtes ayant paru important et commode, l'on a tenté de s'en servir pour une classification générale des Reptiles éteints et vivants et COPE [1], en 1885 en proposait une dont nous reproduisons les grandes lignes.

Doigts indistincts..	Côte à deux têtes ...	ICHTHYOPTERYGIA.	
	Côte à deux têtes ...	ARCHOSAURIA.....	<i>Theromorpha.</i> <i>Dinosauria, Crocodilia.</i> <i>Ornithosauria.</i>
Doigts distincts...	Côtes à une tête.....	SYNAPTOSAURIA... STREPTOSTILICA...	<i>Testudinata.</i> <i>Rhynchocephalia.</i> <i>Sauropterygia.</i> <i>Lacertilia.</i> <i>Pythonomorpha.</i> <i>Ophidia.</i>

Il y a là des erreurs de fait et des erreurs de groupement que nous signalerons plus loin d'après BAUR, mais nous pouvons faire immédiatement quelques remarques importantes : si l'on admet pour l'ensemble des Reptiles une origine monophylétique, il y a lieu de rechercher quelle série a donné naissance à l'autre ; ou si l'on veut il y a lieu de rechercher si le premier Reptile possédait des côtes bicipitales ou unicipitales. A première vue il semble que les *Archosauria* contiennent plutôt des représentants élevés de l'embranchement, alors que les types unicipités seraient au moins en partie des Reptiles inférieurs (*Rhynchocephalia* *Pythonomorphia*, *Sauropterygia*) ; il y aurait donc une présomption pour l'hypothèse de COPE et de GÖPPERT : la côte unicipitale est primitive, la seconde tête constituant une acquisition secondaire. Mais en entrant dans le détail nous trouverons maint argument pour infirmer cette conclusion ou tout au moins pour apporter un doute.

On arriverait à la solution désirée si l'on connaissait l'état de la côte chez les Stégocéphales qui ont donné naissance aux Reptiles ; mais les Stégocéphales sont pareillement divisibles en deux séries caractérisées par le mode d'articulation costale, et nous ne savons laquelle des deux séries a fourni le phylum reptilien ; la solution de cette question éclaircirait donc la phylogénie des Reptiles et inversement. Si l'on admet l'hypothèse de DOLLO les problèmes sont résolus dans un certain sens ; si l'on admet, avec COPE et GÖPPERT, que l'une des têtes est d'acquisition secondaire, la question est tranchée en sens inverse.

Nous inclinons dans le sens de DOLLO et de BAUR et nous allons montrer que la côte bicipitale est primitive : 1° par la voie paléontologique qui nous fournit des indices notables mais non certains ; 2° par la voie embryogénique qui nous montrera la côte unicipitale précédée dans l'ontogénie par une ébauche bicipitale.

Et nous concluerons : Les reptiles à côtes bicipitales les plus inférieurs sont à cet égard plus primitifs que tous les autres, et doivent leur avoir donné naissance. Les Stégocéphales à côtes bicipitales ont du fournir le phylum reptilien.

Les Stégocéphales à côtes unicipitales sont des formes différenciées, dérivées elles-mêmes des formes de l'autre série.

En 1885 BAUR [7] consacra un article important à la critique de la classification proposée par COPE et que nous avons rapportée tout à l'heure ; le point essentiel du mémoire c'est la dislocation du groupe

des *Synaptosauria* et la négation du caractère mis en avant par COPE : les *Synaptosauria*, réunis ou démembrés, ne sont pas des Reptiles à côtes unicipitales. La chose ne fait aucun doute en ce qui concerne les *Sauropterygia*, attendu que les *Lariosauridæ* et les *Nothosauridæ* ont au début du thorax et sur toute la longueur du cou des côtes bicipitales : or ces deux familles sont les plus anciennes de l'ordre, les plus primitives à coup sûr : ici la côte bicipitale a donc précédé la côte unicipitale que l'on observe chez les *Plesiosauridæ* formes plus récentes et plus spécialisées ; il convient de remarquer que ces derniers ont encore des côtes bicipitales dans toute, ou partie de, la région cervicale. ZITTEL indique les côtes cervicales comme unicipitales, mais il ajoute que la fossette articulaire unique est subdivisée par un sillon horizontal, et ceci peut être considéré comme le souvenir d'une bifidité primitive.

En ce qui concerne les *Testudinata*, BAUR soulève une objection analogue : HOFFMANN a montré que les côtes cervicales des Tortues, rudimentaires chez l'adulte, sont passablement développées chez l'embryon, et que l'on trouve en outre des parapophyses et des diapophyses (pleurapophyses supérieures et pleurapophyses inférieures) bien développées même chez l'adulte, la première étant appuyée sur l'arcade neurale alors que la seconde dépend du centre vertébral. En réalité l'opinion d'HOFFMANN, telle qu'on la trouve dans le *Bronn's tierreich*, est moins catégorique : il constate seulement que la côte s'appuie sur un noyau cartilagineux qui sépare l'arcade neurale et le corps de la vertèbre alors que ces parties sont déjà ossifiées ; cette observation implique que la côte s'appuie simultanément sur l'arc et sur le centre, mais on ne trouve aucune trace de bifidité : cette bifidité qui n'est pas sensible sur les côtes cervicales, le serait extrêmement sur les côtes du tronc, mais nous ne pouvons tirer argument de ce fait attendu que les deux têtes de la côte sont de nature très différentes : la pièce ventrale qui s'appuie sur le centre représente à elle seule la côte, tandis que la pièce dorsale appuyée sur la neurépine est une néoformation à ébauche fibro-cartilagineuse : cette néoformation qui constitue partiellement la carapace ne peut aucunement être assimilée à une côte supérieure.

De pareille façon les Rhynchocéphales ne peuvent être considérés rigoureusement comme des Reptiles à côtes unicipitales : les trois premières vertèbres cervicales de l'*Hatteria* (proatlas non compris)

paraissent dépourvues de côtes. On y trouve d'après BAUR, [4] des côtes ligamenteuses qui offrent même un intérêt puissant à deux points de vue : elles montrent que l'*Hatteria* malgré ses caractères primitifs nombreux, est déjà passablement évolué et ne représente pas l'archétype reptilien dont il a conservé pourtant beaucoup de traits : en outre la position de ces côtes est un bel exemple de la migration dorsale dont nous avons parlé : la première côte s'articule avec l'intercentre n° 1 ; la deuxième avec l'intercentre n° 2 et le centre n° 3. A partir de ce point on observe que chaque côté s'appuie à la fois sur un centre et un intercentre, mais de plus en plus haut. En sorte que la troisième côte s'appuie déjà un peu plus sur l'arc neural, la quatrième (1^{re} côte osseuse) davantage encore, la cinquième est rigoureusement à cheval sur la suture et finalement les côtes arrivent à reposer *presque* exclusivement sur l'arc sans pourtant abandonner tout à fait le centre. Mais en revanche les quatre suivantes possèdent des côtes bicipitales, qui s'élargissent distalement en une plaque cartilagineuse. Quant aux côtes thoraciques elles ont une seule tête et sont munies d'apophyses uncinées. Encore faut-il signaler sur la face antérieure de chaque côte un sillon longitudinal profond qui part de la tête et semble indiquer une ancienne bifidité de la partie proximale. (GÜNTHER, 1867.) Le *Palæohatteria* présente aussi des particularités qui semblent trahir une bifidité primitive de la côte. Le *Protorosaurus* exhibe encore des côtes très élargies à leur extrémité proximale : et si nous passons des Rhynchocéphales vrais à un groupe voisin, cette vue se confirme ; les *Simædosauria* que DOLLO, BAUR et LYDEKKER rapprochent de l'*Hatteria* présentent des côtes bicipitales sur toute la longueur du cou. A la vérité nous ne pouvons tirer de là aucun argument car les auteurs ne s'accordent pas sur les rapports qui unissent les deux groupes : DOLLO considère les *Simædosauria* comme plus primitifs que les *Rhynchocephalia* alors que BAUR et LYDEKKER adoptent l'opinion inverse. Nous ne pouvons donc reconnaître avec certitude le sens de l'évolution costale comme on l'a fait pour les *Sauropterygia*. Quant à l'opinion de COPE qui fait de *Simædosaurus* ou de *Champsosaurus* des Pythonomorphes elle paraît insoutenable aujourd'hui.

Ainsi BAUR avait raison de reprocher à COPE une mauvaise définition du groupe *Synaptosauria*. En outre le groupement est fort artificiel car les *Synaptosauria* n'ont visiblement entre eux

aucun rapport de filiation : et ce sont des rameaux parallèles issus vraisemblablement d'une même souche ; tout au plus peut-on dire qu'ils représentent sous des formes variées un même *stade* : au contraire les Rhynchocéphales ont d'évidentes affinités avec le groupe actuel des *Squammata* et tout le monde est d'accord sur ce point : les Rhynchocéphales ont fourni vers la fin des temps secondaires une série de formes très allongées, probablement aquatiques, les Pythonomorphes, desquels sont nés plus tards nos Sauriens et nos Ophidiens. Cette descendance nous fournit encore un argument pour préjuger la solution du problème qui nous occupe : les côtes faiblement bicipitales des Rhynchocéphales et des formes alliées sont devenues rigoureusement unicipitales chez leurs descendants Pythonomorphes et *Squammata*.

On voit en somme que dans cette série, il existe côte à côte des types également primitifs et dont la phylogénie est douteuse, les uns ayant une côte unicipitale les autres une côte bicipitale.

Dans d'autres séries plus instructives, la côte bicipitale précède chronologiquement la côte unicipitale (*Hatteria* — *Squammata*, *Sauropterygia* anciens et récents).

On peut toujours soutenir que deux formes successives étant connues, il a pu en exister une troisième qui fut leur souche commune et qui ressemblait davantage à la plus récente. C'est ainsi que pendant longtemps les Dipneustes actuels ont paru plus primitifs que les Dipneustes fossiles (DOLLO) [1]. Pourtant il est plus naturel d'admettre, jusqu'à preuve du contraire, que la série chronologique indique le sens de l'évolution plutôt que l'inverse.

On peut encore faire la remarque suivante : il nous faut admettre que le type primitif bicipital a donné des phylums nombreux aboutissant à des types unicipités, il suffit pour cela de la régression d'une pièce, et ceci a pu se faire indépendamment dans des séries indépendantes ; ou bien il faut admettre que le type primitif unicipité s'est compliqué dans des séries indépendantes et cela d'une manière uniforme par l'apparition d'une tête supplémentaire.

Nous inclinons plutôt pour la première hypothèse qui paraît plus naturelle à priori.

Quoi qu'il en soit, des doutes subsistent et nous avons demandé des arguments supplémentaires à l'embryogénie.

§ II

LA CÔTE DES OPHIDIENS.

Embryogénie de la côte.

Les recherches paléontologiques demeurant insuffisantes, il est naturel de demander à l'ontogénie la solution du problème phylogénique : pour cela on peut s'adresser à des types comme les Crocodiliens et rechercher si les deux têtes de la côte apparaissent bien à la même époque avec la même valeur ; il se pourrait même que cette étude donnât des traces plus positives de la bifidité costale primitive ; mais jusqu'ici les résultats de cette recherche ont été médiocres : faute de matériaux cette étude nous était inaccessible. On peut aussi s'adresser aux *Squammata* et chercher si la côte unicipitale n'est pas au cours de l'ontogénie précédée par quelque ébauche bicipitale.

C'est ce que nous avons fait : mais au lieu de recourir aux *Squammata* les plus inférieurs, aux Sauriens et en particulier aux Ascalabotes, nous avons étudié les Ophidiens, moins convenables évidemment pour cette recherche, mais qui se prêtaient mieux à d'autres desseins que nous avions alors.

Nous donnons immédiatement le résultat de nos recherches : *dès l'apparition du cartilage la côte présente sensiblement son aspect définitif ; elle est unicipitale* : et il faut remonter plus haut, à un stade où les tissus, peu différenciés encore, sont d'une interprétation difficile et parfois contestable. Nous sommes obligés de remonter aux ébauches précartilagineuses et dans ces conditions nous croyons pouvoir dire que *la côte présente une ébauche précartilagineuse bicipitale*.

Nous avons vu précédemment que divers savants avaient étudié les précartilages chez les Batraciens ; mais il s'agissait alors de tissus occupant exactement la place des futures pièces squelettiques, de tissus qui étaient réellement l'ébauche ontogénique du cartilage ; ainsi entendue, l'étude des précartilages est strictement légitime et les résultats sont hors de tout conteste. Mais parfois l'on a étendu la notion de précartilage à des tissus d'aspect identique, qui paraissent

évoluer dans le sens cartilagineux mais qui sont frappés d'arrêt de développement avant que le vrai cartilage ne soit apparu ; et on l'a fait d'autant plus volontiers que ces tissus paraissent correspondre à des pièces squelettiques frappées de régression au cours de la phylogénie : c'est ainsi que MEHNERT signale les ébauches précartilagineuses de cinq doigts à la patte et à l'aile des Antruches, alors qu'il ne subsiste dès les stades cartilagineux que trois doigts ou quatre au plus, et définitivement deux doigts seulement persistent. Divers exemples aussi typiques, rassemblés par le même auteur, montrent, que les pièces squelettiques disparues au cours des générations laissent néanmoins une trace dans le développement individuel, cette trace pouvant être plus ou moins fugace : à la vérité ces conclusions sont légitimées a posteriori, quand on connaît la phylogénie du groupe ; elles apparaissent au contraire assez douteuses quand il faut retracer une phylogénie inconnue ou incertaine sans autre secours que l'embryogénie : nous allons donc exposer les faits que nous avons observés, et quant à leur interprétation, nous la donnerons en faisant sur sa validité toutes les réserves nécessaires.

Les auteurs qui se sont occupés de la côte des Serpents sont assez peu nombreux, et en général ils ne l'ont fait que d'une façon succincte avec l'intention de décomposer le squelette en régions naturelles : CUVIER est presque muet ; DUMÉRIL et BIBRON qui nous ont révélé tant de notions sur l'organisation des Serpents, ne savaient que peu de choses sur le squelette du corps : pour eux la colonne vertébrale présente deux régions, l'une préanale caractérisée par l'existence des côtes, l'autre postanale ou caudale et dépourvue de côtes ; encore ont-ils négligé de préciser la limite de ces deux régions : la chose eût présenté quelque intérêt et quelque difficulté. Ces auteurs ont encore décrit assez exactement les deux premières vertèbres du rachis, montrant qu'elles sont fort différentes des autres, et par surcroît privées de côtes ; l'altas et l'axis forment ainsi une région qu'on peut appeler cervicale sous réserve d'une délimitation vers l'arrière.

CARUS, D'ALTON, GRANT, STRAUSS-DURCKEIM, SIEBOLD et STANNIUS, OWEN, GERVAIS se sont pareillement contentés d'une brève description : pourtant il faut faire une mention particulière pour MECKEL dont l'*Entwicklungsgeschichte der Natter* (1839) contient des détails exacts et une interprétation remarquable de la côte.

En 1881 DE ROCHEBRUNE et OTTO SALLE publient chacun un mémoire sur la vertèbre des Serpents, ces travaux parus à la même époque n'ont pas le même genre d'intérêt ; OTTO SALLE limite son examen à une région déterminée du squelette, celle qui avoisine le cloaque et dont nous parlerons dans un autre chapitre ; DE ROCHEBRUNE décrit un grand nombre de squelettes avec l'intention de fonder la classification sur des caractères anatomiques. En outre il divise la colonne vertébrale dans toute la série en cinq régions distinctes : la région cervicale composée de deux vertèbres sans côtes ; la région thoracique et la région pelvienne dont les vertèbres sont munies de côtes et se distinguant l'une de l'autre par la présence ou l'absence d'une apophyse inférieure unique (*hypapophyse* d'OWEN) ; la région sacrée formée de deux à dix vertèbres (deux ou trois chez les Typhlopidés, quatre ou cinq chez les Vipéridés, dix chez la Pélamide, le Trigonocéphale, etc.), caractérisées par la présence de deux paires d'apophyses latérales, rondes ou aplaties, superposées, courbées et convergentes par leur extrémité libre, et délimitant un espace ovalaire (lymphapophyses) ; enfin la région caudale avec ses vertèbres munies d'arcades hémales et portant une paire d'apophyses latérales (1).

(1) L'auteur ne donne aucune raison valable pour justifier la délimitation ou la dénomination des régions qu'il distingue : il limite la région cervicale aux deux premières vertèbres et semble le faire uniquement parce que leur forme diffère des suivantes : l'argument serait insuffisant puisqu'il en est de même pour la plupart des Vertébrés supérieurs et l'on n'arrête pas cependant la région cervicale à l'axis ; d'autres arguments viennent prouver qu'en fait DE ROCHEBRUNE a raison et notamment la présence du plexus brachial (CARLSSON, FÜRBRINGER). La présence ou l'absence des hypapophyses ne permet pas de distinguer deux régions d'une façon précise parce que les hypapophyses existent parfois jusqu'à l'anus et même au delà, parce que lorsqu'elles manquent à l'arrière du corps, leur disparition est progressive, et l'on reconnaît difficilement le point précis où elles cessent d'exister (cf. Chapitre V). Pour les vertèbres sacrées la définition de ROCHEBRUNE est insoutenable : 1° la région qu'il indique est de longueur variable d'un individu à un autre ; 2° elle n'est pas délimitée mais reliée aux voisines par des transitions graduelles ; 3° elle est formée de deux parties distinctes l'une antérieure avec *côte* (bifide) *libre* qui à ce titre appartient à la région pelvienne, l'autre postérieure, avec pleurapophyses ou côtes soudées qui par là rappelle la région caudale. Enfin la notion de sacrum est une notion précise que l'on ne peut détourner pareillement de son sens ; elle s'applique aux vertèbres qui portent la ceinture ; or ici il n'y a pas de ceinture, et si l'on étend la dénomination, on doit strictement l'appliquer aux vertèbres qui chez l'ancêtre quadrupède, avaient valeur physiologique de sacrum : or celles-ci étaient, à coup sûr, au nombre de deux : il y a donc deux vertèbres sacrées qui ne se distinguent point des voisines par leur forme, mais que l'on peut néanmoins discerner.

Les vertèbres du tronc portent d'après DE ROCHEBRUNE deux apophyses transverses: l'une d'elles (zygapophyse antérieure ou diapophyse d'OWEN) n'est autre chose qu'une apophyse articulaire antérieure; vers le bas on trouverait une apophyse transverse inférieure; entre ces deux saillies se trouve un plateau massive qui sert d'unique point d'appui à la côte et que l'auteur appelle tubercule costal: c'est là la véritable pleurapophyse actuelle (et nous lui conserverons ce nom), la saillie inférieure n'ayant pas d'individualité propre et n'offrant aucun intérêt sinon pour le rôle qui lui est attribué par DE ROCHEBRUNE.

Une section transversale pratiquée vers le milieu d'une vertèbre lombaire (*Vipera aspis*) nous montre un contour qui correspond sensiblement à un pentagone régulier dont un côté serait horizontal; les deux côtés supérieurs très minces forment le toit du canal rachidien; les deux côtés latéro-inférieurs appartiennent encore à l'arcade neurale, mais ils sont soudés de bonne heure au corps vertébral, et l'on ne voit plus trace de la suture neurocentrique. La base du pentagone correspond presque tout entière au corps vertébral, et l'on y observe longtemps les restes de la corde dorsale; celle-ci présente dans le sens vertical, une épaisseur faiblement variable; dans le sens horizontal elle offre au contraire une alternative de renflements et d'étranglements; en sorte que sa section est tantôt circulaire, tantôt elliptique ou même réduite à une simple ligne verticale; en particulier à l'arrière de la vertèbre cette section prend la forme d'une épingle avec la pointe tournée vers le bas. La vertèbre se termine postérieurement par une tête ellipsoïdale plus large que haute, engagée dans une fossette antérieure de la vertèbre suivante: il y a procœlie.

Si nous examinons la moitié antérieure de la vertèbre, nous observons que la base du pentagone prend une épaisseur croissante, ainsi que les deux côtés latéro-inférieurs; vers l'avant ces ailes latérales constituent les facettes articulaires très compliquées de la vertèbre, et le centre vertébral se creuse d'une cavité ellipsoïdale. Mais ce qui nous intéresse particulièrement ce sont les excroissances latérales; la vertèbre est flanquée à sa partie antérieure de contreforts massifs sensiblement horizontaux; leur base fait corps avec les côtés latéro-inférieurs du pentagone et se trouve creusée d'une fossette où vient se loger partiellement le ganglion nerveux rachidien; vers l'extérieur ils forment une saillie très consi-

dérable : ils sont nettement individualisés attendu que leur portion proximale est étranglée ; la partie distale plus large se rabat comme le chapeau d'un champignon, de sorte que l'on observe sur les coupes un sillon supérieur et un sillon inférieur (fig. 4).

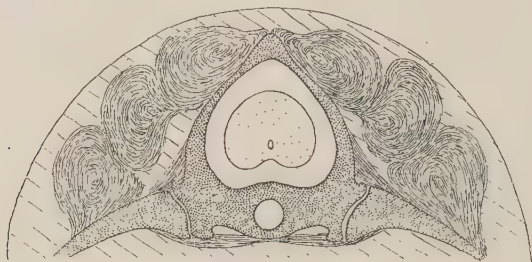


FIG. 4. — *Vipera aspis*. — La tête de la côte cartilagineuse.

Le massif sert de point d'appui à la côte et nous l'appellerons *pleurapophyse*. Sa facette terminale tournée vers l'extérieur présente une large surface articulaire sensiblement plane et notablement fuyante vers l'arrière. *Elle ne présente aucune trace de bifidité.*

Chaque vertèbre supporte une paire de côtes arquées se dirigeant d'abord vers l'extérieur et vers l'arrière pour s'infléchir progressivement et aboutir à la face ventrale du corps à une certaine distance de la ligne ventrale. La côte paraît simple sur toute sa longueur et nulle part l'on n'observe la moindre trace de bifidité ; la tête est simple et renflée : elle s'applique sur la facette terminale de la pleurapophyse et présente en outre une sorte de crochet qui s'appuie sur le bord postérieur de la pleurapophyse ; cette particularité avait été signalée déjà par d'ALTON.

A l'extrémité libre on remarque une disposition curieuse et dont l'interprétation présente quelque difficulté : la côte en ce point est notablement aplatie, et elle s'engage dans une sorte de coiffe cartilagineuse ayant avec elle les mêmes rapports qu'une racine végétale et sa coiffe ; c'est-à-dire que les tissus sont tout à fait continus suivant l'axe mais qu'il existe un intervalle entre le haut de la coiffe et la partie principale de la côte : ce tissu cartilagineux ne présente pas une épaisseur constante sur toutes les faces ; il est très mince sur les bords externe et interne, relativement épais sur le bord postérieur, extrêmement développé sur la face antérieure ;

de ce côté la coiffe forme un crochet dirigé vers l'avant et qui est particulièrement net aux dernières côtes normales.

La partie engainante se distingue sur les coupes avec une grande netteté surtout au début de l'ossification, car à ce moment la partie principale de la côte est revêtue d'une mince couche osseuse qui s'insinue entre la côte et sa coiffe. Du reste les cellules cartilagineuses possèdent une orientation très différente dans les deux parties. La Couleuvre présente à cet égard les mêmes particularités que la Vipère. Quelle peut être la signification de cette pièce ? elle fait immédiatement songer aux côtes abdominales si fréquentes parmi les Reptiles, et malgré sa brièveté, malgré sa continuité avec la côte proprement dite, nous la considérons au moins provisoirement comme le représentant atrophié des anciennes côtes sternales. Il est certain que cette interprétation soulève quelques critiques : on sait en effet que les Sauriens n'ont pas de pareilles pièces dans la région abdominale et que celles-ci manquaient déjà aux Pythonomorphes qui paraissent à beaucoup d'égards voisins des formes ancestrales communes aux Ophidiens et aux Sauriens.

Ainsi nous n'avons sur l'ébauche cartilagineuse aucune trace de bifidité distale, aucune trace de bifidité proximale : il y a là une tête et une seule, les choses resteront en l'état sur la côte osseuse.

Examinons l'ébauche de la pièce au moment où les tissus cartilagineux viennent d'apparaître.

Au stade que nous allons décrire l'ébauche vertébrale est déjà relativement avancée ; l'on distingue toutes les parties essentielles, et certaines d'entre elles sont déjà cartilagineuses : les arcs neuraux par exemple et la portion du corps vertébral qui confine immédiatement à la corde dorsale ; il s'en faut pourtant que la différenciation soit parfaite ; les lames cartilagineuses qui constituent momentanément l'arcade neurale, s'élèvent presque verticalement jusqu'au niveau supérieur de la moelle épinière, mais elles ne se rejoignent pas au-dessus : à fortiori l'on ne trouve aucune trace de la neurépine qui aux stades ultérieurs est représentée par un noyau cartilagineux assez important.

Incomplètement développés vers le haut, les arcs neuraux ont une faible étendue dans la direction longitudinale du corps, et l'on peut dire qu'ils sont réduits à des baguettes verticales assez minces ; il résulte de tout cela que la moelle non protégée à sa face dorsale, se trouve médiocrement recouverte sur ses flancs, et les trous de

conjugaison assez larges, ne sont pas délimités vers le haut. Enfin les apophyses articulaires n'existent pas encore et les vertèbres consécutives se touchent uniquement par leurs centres avec interposition de l'anneau intervertébral fibreux ou cellulaire (voir Chap. IV).

La moelle épinière protégée vers le bas par la série des centres vertébraux déjà différenciés, se trouve enveloppée latéralement et dorsalement dans une sorte de tunnel formé par un tissu compact : les arcs cartilagineux étroits et largement espacés, sont noyés dans la paroi de ce tunnel auquel ils forment en quelque sorte des contreforts. Le cartilage y est formé de cellules polygonales assez grosses et sans orientation particulière : tout au plus peut-on remarquer aux plus superficielles une tendance légère à l'aplatissement ; elles ont un protoplasma clair bien homogène, et un noyau très net qui se colore assez énergiquement à l'hématoxyline ou à l'éosine.

Ce noyau sphérique possède un diamètre égal à la moitié de celui de la cellule. La substance fondamentale est peu abondante à ce stade : suffisante néanmoins pour isoler très nettement les diverses cellules. Vers le haut de l'arc en baguette, les éléments cartilagineux se modifient progressivement et paraissent de plus en plus jeunes ; les noyaux ont toujours le même aspect et la même taille mais les cellules sont de plus en plus petites ; la substance fondamentale hyaline se raréfie et l'on rencontre successivement en s'élevant des cartilages moins différenciés, pour aboutir à un tissu dense dépourvu de substance fondamentale : il est impossible de marquer la limite de l'arc cartilagineux vers le haut, et l'on peut dire que cette pièce grandit encore.

Tout au contraire, les bords antérieur et postérieur de l'arc comme ses faces interne et externe, se trouvent parfaitement délimités : l'aplatissement des cellules périphériques souligne la limite et d'autre part la substance fondamentale se rencontre partout avec la même abondance : visiblement les bords et la région centrale sont tout à fait contemporains. Nous pouvons conclure de là que la prolifération qui se fait en haut de l'arc, n'existe pas sur les flancs de la moelle : et si plus tard nous trouvons en cette région des cartilages nouveaux, nous devons les considérer comme une différenciation *in situ* des tissus denses qui pour l'instant ne sont pas cartilagineux ; *bref entre les arcs en baguette, il y a du précartilage et celui-ci donnera plus tard, un arc neural intercalaire tout à fait indépendant de l'arc antérieur apparu d'abord.*

Le cartilage qui entoure la chorde dorsale présente un aspect stratifié ; les cellules en sont fusiformes, ou tout au moins très étirées dans la direction tangentielle ; le protoplasma est clair ou dépourvu de granulations colorables à l'hématoxyline, au vert de méthyle ou à l'éosine. Le noyau n'est jamais étiré et son diamètre est sensiblement égal au diamètre transversal de la cellule : la substance fondamentale se colore en un rouge vineux sous l'action de l'hématoxyline ; relativement abondante au voisinage immédiat de la chorde, elle se raréfie progressivement vers le dehors, et l'on passe insensiblement à des cellules fusiformes pourvues de parois minces ; le tissu périphérique est donc comparable au tissu cartilagineux périchordal, par la forme et la dimension des éléments, par la taille du noyau ; les seules différences notables étant l' amincissement graduel des cloisons, et une variation de la nuance qui passe du rouge vineux au violet ; il suffit de comparer les coupes à d'autres coupes pratiquées sur des embryons un peu plus âgés pour s'assurer que ces cellules périphériques deviennent à leur tour de véritable cartilage. Nous avons donc sur l'arcade neurale et à la surface du corps vertébral des précartilages absolument indiscutables, et ces tissus nous serviront tout à l'heure de terme de comparaison histologique pour distinguer les précartilages transitoires qui peuvent être annexés à l'ébauche costale.

A hauteur de l'arc neural, c'est-à-dire à l'avant de la vertèbre, le cartilage du centre vertébral présente une continuité parfaite avec le cartilage de l'arc, et la section de la vertèbre apparaît comme un pentagone ouvert par en haut (1). Aux angles inférieurs du pentagone se trouvent les tubercules qui doivent servir de point d'appui aux côtes. Leur forme est celle d'un mamelon assez écrasé (fig. 5) dont l'axe est dirigé vers le bas et le dehors. Ils sont beaucoup plus larges à leur base qu'à leur face libre et l'on n'observe pas, à ce moment, les sillons supérieurs et inférieurs qui plus tard retréciront la base de la pleurapophyse : à fortiori l'on ne voit pas l'élargissement distal, et le crochet que nous avons figuré vers le bas de la pleurapophyse ; les fig. 4 et 5 permettent de comparer cette première ébauche de la pleurapophyse à la forme qu'elle aura

(1) Dès ce stade précoce il est impossible de découvrir la moindre trace d'une suture neurocentrique, alors qu'on distingue pareille soudure sur les vertèbres de l'Orvet jusqu'à un stade très avancé.

définitivement. Pour l'instant elle est terminée par une face à convexité très faible. Le cartilage des pleurapophyses est assez analogue à celui de l'arcade neurale : on observe seulement que les cellules y sont un peu plus grosses, et l'aplatissement parallèle au contour ne s'y retrouve point, même à la périphérie.

La côte offre déjà une ébauche cartilagineuse faite de petites cellules claires ayant chacune un gros noyau arrondi fortement coloré ; les membranes cellulaires sont restées minces et très nettes ; les cellules périphériques sont légèrement aplaties en sorte que *le contour paraît bien délimité sauf en un point que nous allons dire*. Sur toute sa longueur la côte est recouverte par une faible épaisseur de tissu dense qui rappelle beaucoup le précartilage de l'arcade neurale.

A mesure qu'on approche de la vertèbre on constate un épaississement de la côte et en même temps une incurvation vers le bas. Chose remarquable, la côte n'aborde pas franchement le tubercule

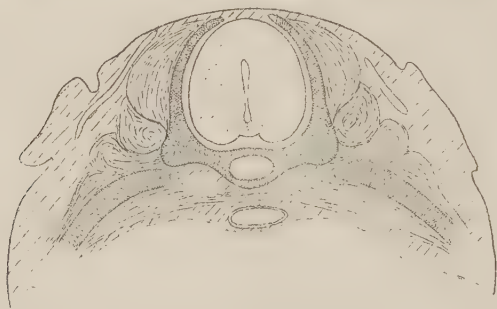


FIG. 5. — *Vipera aspis* : ébauche bicipitale de la côte.

costal, elle arrive à son voisinage par en haut et si l'on prolonge la courbe que décrit la côte, on voit qu'elle passe *devant* la facette principale de la pleurapophyse en s'en écartant quelque peu. Les connexions à cet égard sont notablement différentes de ce qu'elles seront plus tard.

Mais la particularité la plus intéressante de la côte au stade où nous sommes, c'est que la ligne qui en prolonge la direction et que nous avons imaginée tout à l'heure existe réellement. Le tissu dense qui entoure la côte de toute part ne s'arrête point en même temps que le cartilage, c'est-à-dire au coin supérieur du tubercule costal ; il continue bien au delà sous forme d'un cordon qui passe devant la

facette principale de la pleurapophyse : il est à ce moment dirigé obliquement vers l'intérieur et vers le bas ; puis on le voit se redresser et filer horizontalement sous le centre de la vertèbre pour venir se terminer au voisinage du plan médian sagittal. Quelle est la composition de ce cordon ? Au stade où nous sommes il est formé de cellules arrondies ayant des parois minces, un noyau sphérique volumineux ; il n'y a pas trace appréciable de substance hyaline intercellulaire et pourtant le tissu ressemble notablement au cartilage de la côte. Il ressemble surtout aux précartilages que nous avons décrits tout à l'heure dans le domaine de la voûte neurale et à la surface du corps vertébral. Ce sont les mêmes cellules limpides avec leur noyau sphérique relativement exigü. La coloration, quel que soit le réactif, est la même que pour les précartilages authentiques. Notons encore un détail significatif : l'ébauche cartilagineuse de la côte est nettement circonscrite par suite de l'aplatissement des cellules les plus externes, par la distribution uniforme de la substance fondamentale ; or, à l'endroit où la côte se continue par le cordon qui nous occupe le contour perd toute sa netteté ; il n'y a plus de cellules aplaties et même la substance hyaline se raréfie progressivement, au point que l'on a peine à limiter la côte dans cette direction.

En résumé les éléments cartilagineux du squelette sont entourés momentanément de tissu dense ayant un aspect assez particulier, et dont l'évolution suit plusieurs modes voisins ; autour du corps vertébral et en haut de l'arc neural, ce tissu se raccorde au cartilage par une transition ménagée, et il est en voie de transformation cartilagineuse. C'est donc du précartilage : entre les arcs neuraux actuels, le tissu dense apparaît comme une région nettement circonscrite qui par une modification rapide va donner in situ du cartilage. Enfin à la tête cartilagineuse de la côte est annexé un prolongement fait de pareil tissu et que l'on pourrait croire destiné à donner pareillement du cartilage : nous nous croyons en droit de le considérer comme un précartilage, bien que sa destinée soit autre, et nous conclurons que la côte possède à un moment donné deux têtes : l'une cartilagineuse, dorsale, appuyée sur une pleurapophyse très développée que supporte l'arcade neurale, et qui subsistera sur la côte définitive ; l'autre précartilagineuse, ventrale, s'appuyant sur le centre même de la vertèbre et jusqu'au voisinage de la ligne médio-ventrale. Cette dernière tête est transitoire et laissera des

traces médiocres dans l'organisation définitive : elle se transforme rapidement en un ligament fibreux qui rattache la côte à la face ventrale de la vertèbre. Il y a pourtant un cas où cette tête est moins fugace ; c'est à la première vertèbre thoracique, celle qui suit immédiatement l'axis : là nous avons observé, au moins chez la Couleuvre un prolongement partant de la tête principale et se dirigeant vers l'apophyse épineuse inférieure.

Il est vraisemblable que si l'on étudiait des Sauriens et spécialement les représentants inférieurs de l'ordre, on y trouverait avec une netteté supérieure l'ébauche bicipitale de la côte : il y aurait chance de l'observer non seulement au stade précartilagineux, mais même à l'état de cartilage et nous en donnerons l'indice suivant qui est significatif : sur l'Orvet qui est loin d'être un type primitif, nous avons observé régulièrement à la dernière côte lombaire les dispositions suivantes : cette côte comme les précédentes possède une tête massive terminée par une facette pleine indivise ; mais en outre on y remarque vers le bas et l'arrière de cette tête principale une sorte de crochet dirigé vers la ligne ventrale de la vertèbre, et ce crochet, très apparent, même sur le squelette définitif, vient se *souder* par son extrémité proximale au corps de la vertèbre ou plutôt à la base de la pleurapophyse ; ainsi cette côte n'est pas entièrement libre et présente deux têtes superposées, inégalement développées : la tête supérieure qui l'emporte de beaucoup par sa taille persiste seule aux vertèbres lombaires.

Nous sommes donc autorisé à conclure sous les réserves exprimées plus haut que la côte unicipitale des Ophidiens et des Sauriens procède ontogéniquement d'une ébauche bicipitale ; et la conclusion doit être étendue à la phylogénie.

La côte des Reptiles est morphologiquement bicipitale et comparable par là à la côte des Batraciens urodèles.

IV.

LES COTES ET PLEURAPOPHYSES BIFIDES.

§ I.

COTES ET APOPHYSES LYMPHATIQUES DE LA VIPÈRE.

Après avoir exposé l'embryogénie d'une côte quelconque prise dans le tronc d'un Ophidien, nous arrivons à un problème particulier qui a sollicité plusieurs fois la curiosité des naturalistes, mais que l'on n'a jamais élucidé complètement.

Les dernières côtes du tronc, puis les pleurapophyses correspondant aux premières vertèbres caudales sont bifurquées, et les deux branches sont placées l'une au-dessus de l'autre. Entre elles, se trouve un organe pulsatile creux signalé pour la première fois par PANIZZA en 1833 et considéré depuis lors comme un cœur lymphatique. Les pièces osseuses qui l'encadrent lui forment une protection comparable à celle que la cage thoracique fournit aux viscères, et l'appareil a reçu parfois le nom de *nebenthorax* (WEBER). Les descriptions en sont assez rares et médiocrement exactes. Les ouvrages classiques reproduisent quelquefois ces descriptions d'une façon succincte et sans aucun examen critique. Enfin plusieurs mémoires originaux, même parmi les plus récents contiennent des erreurs matérielles inexcusables.

CUVIER [2] consacre trois lignes à cette région du squelette : « Les apophyses transverses sont très longues, et généralement inclinées vers le bas aux vertèbres caudales ; elles sont même doubles dans les quatre ou cinq premières ». MECKEL est le premier auteur qui en ait parlé après CUVIER et sa description contient plus de détails et paraît plus exacte. Il constate que les *dernières côtes* peuvent être bifurquées comme les premières pleurapophyses de la queue. « Quelquefois, dit-il, surtout chez les Couleuvres et les Boas, les apophyses transverses situées à l'origine de la queue sont bifurquées, disposition remarquable en ce que c'est un passage aux côtes, qui confirme l'analogie qu'offrent ces os avec les apophyses transverses.

En effet l'une des pointes postérieures de la dernière côte s'allonge à tel point que cette côte paraît bifurquée. La vertèbre qui suit ne supporte plus de côte, mais une apophyse transverse bifurquée de la même manière que la côte précédente. Cette disposition existe sur les trois ou quatre premières vertèbres coccygiennes..... et disparaît insensiblement, *la branche externe de l'apophyse devenant plus courte.* » La pointe postérieure de la côte, dont parle MECKEL est un tubercule insignifiant qui se trouve, dit-il, sur la tête de certaines côtes et particulièrement aux premières thoraciques de la Vipère. Il convient d'ajouter que MECKEL ne connaissait point les cœurs lymphatiques au moment où il rédigeait son traité, ni même à l'époque où fut traduit en français le volume qui traite du squelette.

PANIZZA découvrit les cœurs lymphatiques en 1833 et dans le bel ouvrage qu'il publia sur ce sujet, il donne une courte description des pièces osseuses avoisinantes, et signale la bifurcation de la dernière côte et des pleurapophyses correspondant aux deux premières vertèbres caudales. (Observations faites sur *Coluber flarescens*, *Coluber natrix*, *Python amethyste*). WEBER (1835) reproduit à peu près la même description dans son étude des cœurs lymphatiques du *Python tigris*. D'ALTON se montre encore plus explicite : « Caudæ vertebræ a dorsi vertebris eo potissimum differunt quod costarum loco processus transversos habent magnos *qui in nonnullis duplices sunt*.... In vertebra prima, secunda et tertia processus transversi deprehenduntur aperti bifidi, quorum bina crura in prima maxime inter se distant, in tertia longissima sunt.... A reliquis omnibus (costis) duæ ultimæ costæ forma differunt quæ furcæ similes sunt.... processibusque transversis ejus vertebræ quæ in cauda prima est simillimis quos in prioribus caudæ vertebris, item bipartitos esse diximus ». L'auteur n'explique pas cet accident, mais à certain endroit, il mentionne le tubercule accessoire de la tête costale : « e regione faciei articularis superiore et posteriore tuberculum existat, cujus in posteriore et inferiore parte fovea est.. » et plus loin il déclare que ce tubercule n'existe plus aux côtes bifurquées... « in has costas, tuberculum extremitatis articularis non potest conspici » en sorte qu'il semble avoir partagé sur ce point l'opinion de MECKEL.

RATHEKE dans son « *Entwicklungsgeschichte der Natter* » fournit une interprétation très semblable, et pareillement il insiste sur la complète homologie des côtes et des pleurapophyses appartenant

aux vertèbres caudales ; il signale lui aussi, à la tête des dernières côtes, un petit tubercule dirigé vers l'extérieur et vers le haut, le même que MECKEL avait trouvé sur les côtes antérieures. La croissance subite de ce tubercule aurait produit la branche supérieure des côtes ou pleurapophyses bifurquées, et l'on pourrait dès lors considérer la branche inférieure seule comme homologue à la partie principale d'une côte ordinaire. Chose curieuse, RATHKE suggère quelques lignes plus loin une autre explication, extrêmement remarquable pour l'époque et qui contient en germe la thèse que DOLLO devait soutenir un demi-siècle plus tard : « Remarquons en passant, que les dernières côtes de la Couleuvre se forment de même façon que celles de beaucoup de Poissons comme les espèces du genre *Clupea* : et la même observation s'applique encore à beaucoup d'espèces de *Perca*, *Labrus*, *Gadus* et *Chaetodon* ; une seule différence à signaler : chez ces derniers, la *branche supérieure formée en dernier lieu, se sépare de l'autre et à la place d'une seule côte bifide on observe deux côtes séparées, dont l'une, mobile, repose au-dessus de l'autre* ». Nous trouvons donc ici, la conception de la double côte chez les Poissons et l'idée d'une homologie qui peut exister entre ces deux côtes et les deux branches d'une côte bifide.

L'anatomie comparée d'OWEN marque un recul de la question, car l'auteur n'a point connu les côtes bifurquées mais seulement les pleurapophyses bifides ; DE ROCHEBRUNE commet pareillement cette erreur matérielle, et malgré les travaux de MECKEL et RATHKE il nie l'existence des côtes bifides : « G. CUVIER que MECKEL critique trop souvent dans sa courte description des vertèbres sacrées, ne parle en aucune façon des côtes bifurquées », en quoi G. CUVIER a eu tort et DE ROCHEBRUNE après lui. L'auteur considère la branche supérieure comme représentant une côte tout entière ; et la branche inférieure, d'une texture plus éburnée, serait une simple proéminence du corps vertébral, elle pourrait être considérée comme une exagération de la pleurapophyse inférieure. Cette conception tombe immédiatement puisque les deux branches, parfaitement soudées entre elles à leur partie proximale, forment au dernier segment du tronc un complexe *séparé du corps vertébral*, c'est-à-dire une véritable côte.

Avec OTTO SALLE nous rentrons dans la tradition correcte de MECKEL et de d'ALTON, sa thèse contient une description exacte des côtes et pleurapophyses bifides. Il indique parfaitement leurs

connexions avec la vertèbre, et réfute en passant l'interprétation des auteurs anciens; pour admettre l'homologie de la branche supérieure, et du tubercule accessoire, il faudrait imaginer une dislocation de ce dernier et une rotation qui l'amènât dans une direction toute différente. SALLE conclut justement que la pièce divisée tout entière est homologue à la côte avec ou sans tubercule accessoire; il s'appuie du reste sur des homologies musculaires qui ne paraissent pas bien décisives.

Mais cela même admis, un problème se pose, et l'on ne peut se dispenser de chercher la cause et l'origine de la bifidité. L'on doit se demander s'il y a là une disposition spéciale d'acquisition récente et due à quelque cause immédiate, ou si quelque signification atavique s'y rattache.

Cette seconde hypothèse semble immédiatement démentie par ce que nous savons de la phylogénie du groupe: les Sauriens ne possèdent rien de pareil en général. A la vérité on trouve bien une disposition analogue dans la famille des Anguidiens et nous l'étudierons sur l'Orvet; mais les Anguidiens constituent parallèlement aux Ophidiens, un rameau latéral des Sauriens quadrupèdes. Rien de comparable non plus quand on passe aux Rhynchocéphales; il faut arriver jusqu'aux Batraciens pour trouver des côtes bifurquées à leur extrémité distale, encore convient-il de remarquer que les Batraciens en question appartiennent à des groupes spécialisés qui n'ont avec les ancêtres des Reptiles qu'une affinité collatérale. Néanmoins il y a lieu de se demander si ces dispositions grossièrement comparables, peuvent être homologuées, ou s'il y a là une simple ressemblance accidentelle.

DOLLO [3] s'est posé cette question et parlant des lymphapophyses qui nous occupent, il s'exprime ainsi: « Supposera-t-on qu'il s'agit d'une bifurcation accidentelle secondairement fixée? Elle se serait reproduite bien fréquemment alors, et les causes de la fixation aussi! N'est-il pas plus naturel d'admettre que la branche dorsale n'est autre chose que la côte et que la branche ventrale représente l'hœmapophyse épanouie? La lymphapophyse ne serait donc qu'une sorte de côte bicipitale dont la bifurcation serait tournée en dehors, au lieu de regarder vers la colonne vertébrale ».

Et DOLLO appuie son argumentation sur un fait qui serait très probant s'il n'était matériellement faux. « Remarquons, dit-il, que les lymphapophyses ne coexistent jamais sur la même vertèbre soit

avec des côtes soit avec des hœmapophyses » : or nous montrerons tout à l'heure que chez la Vipère, les lymphapophyses coexistent avec des arcs hœmaux parfaits sur trois vertèbres au moins, que les vertèbres précédentes ont à la fois des lymphapophyses et des apophyses épineuses inférieures et ces dernières doivent être considérées comme des hœmapophyses ainsi que nous l'établirons ultérieurement. Chez la Couleuvre lisse il y a pareille coïncidence au moins sur deux vertèbres, et de même chez l'Orvet. Nous avons constaté sur le squelette de *Bothrops atrox* la présence des hœmapophyses dès la première vertèbre caudale (sinon même avant) et par conséquent leur coexistence avec les lymphapophyses, sur toutes les vertèbres qui portent ces dernières pièces.

L'erreur de DOLLO s'explique sans doute par ce fait que chez quelques Serpents, le Python par exemple, les hœmapophyses n'apparaissent que fort loin dans la queue et très en arrière de la région où les pleurapophyses sont bifurquées ; si l'on en croit MECKEL certaines apparences inclineraient plus fortement encore à cette conception, car sur un *Hydrophis* du Museum d'histoire naturelle de Paris, il a remarqué le passage graduel des côtes aux pleurapophyses et de celles-ci aux hœmapophyses : il convient d'ajouter que cette observation est démentie par DE ROCHEBRUNE qui a eu la même pièce sous les yeux, et que MECKEL lui-même n'a point fait la confusion ; il dit expressément en parlant des pleurapophyses : « Il n'y a dans cette disposition rien qui se rapporte aux apophyses épineuses inférieures, qui existent également, en partie bifurquées elles-mêmes, sur les vertèbres coccygiennes antérieures.

Nous reprendrons plus loin l'opinion de DOLLO qui contient une part de vérité malgré l'erreur de détail que nous venons de signaler.

Il nous reste à exposer une interprétation tout à fait distincte émise par GÖTTE dans un travail récent auquel nous avons fait allusion déjà. GÖTTE a étudié les pleurapophyses non sur les Ophidiens mais sur l'Orvet ; elles y sont bifurquées dans la région cloacale, moins nettement du reste que chez les Serpents ; mais elles présentent là certaines particularités qui se prêtent mieux à la thèse de l'auteur.

Nous avons dit qu'aux vertèbres caudales, les pleurapophyses ont une double ébauche, et que les pièces primitivement séparées se soudent ultérieurement : néanmoins il subsiste des traces de leur indépendance primitive : à savoir un sillon dorsal et un sillon

ventral dans le sens de leur longueur, puis une fente située près de la racine et qui peut être considérée comme une exagération des sillons précités. Cette fente, c'est le *foramen transversarium* de GÖTTE. Si maintenant nous examinons les processus transverses en allant vers l'avant, nous rencontrerons sur les premières vertèbres caudales et sur les vertèbres sacrées, des variations remarquables. A la troisième caudale, toutes choses sont encore en l'état que nous avons dit ; les deux processus latéraux partent côte à côte des deux branches d'arc, ils laissent entre eux un foramen transverse très resserré où l'on ne voit aucun vaisseau. Sur la deuxième vertèbre caudale, il ne se formerait plus de foramen transverse, bien que les deux processus transverses recourbés l'un vers l'autre fussent encore nettement distincts jusqu'à leur extrémité ; les deux branches avant de se souder par leur extrémité passeraient l'une au-dessus de l'autre, la plus antérieure se recourbant vers le haut, tandis que la branche postérieure se recourberait vers le bas. Pareillement à la première vertèbre caudale, et aux deux vertèbres sacrées, l'on observerait une torsion des pleurapophyses, et cette torsion aurait pour effet d'amener la branche antérieure des pleurapophyses au-dessus de la branche postérieure.

L'on retrouve le foramen transverse à ces trois vertèbres, et il est de taille médiocre à la première caudale, de taille rotable sur les deux vertèbres sacrées ; il est obliquement dirigé vers le haut et l'intérieur, servant de passage à une veine qui correspond au cœur caudal (cœur lymphatique). Sur les animaux parvenus à leur complet développement les foramens transverses sont fort étranglés, et volontiers on les prendrait pour les trous nourriciers de la pièce osseuse.

Pour résumer en quelques mots ce passage qui n'est pas complètement clair nous dirons que les pleurapophyses sont toujours formées de deux pièces indépendamment insérées sur l'arcade neurale ; dans la queue ces deux pièces sont placées à la même hauteur et l'une derrière l'autre, délimitant un orifice vertical, le foramen transverse : aux premières ou à la première vertèbres caudales ainsi qu'aux vertèbres sacrées ces deux pièces viennent se placer l'une au-dessus de l'autre, et le trou qui les sépare se trouve ainsi horizontal (longitudinal).

Cette description contient des inexactitudes qui deviennent flagrantes quand on examine la disposition des pièces, non plus sur les Orvets, mais sur les Ophidiens ; il y a pourtant dans ce passage

de GÖTTE des indications utiles et une tentative d'explication qui mérite d'être examinée.

Nous le ferons tout à l'heure après l'exposition de nos observations personnelles.

Côtes bifurquées de la Vipère.

Si nous suivons l'artère en nous dirigeant de la tête vers la queue, nous constatons qu'elle émet un peu avant le cloaque une forte branche qui descend vers la face ventrale, et fournit divers rameaux ; parmi ces rameaux il en est deux symétriques, assez gros, qui vont se terminer presque en cul-de-sac à la peau : plus exactement ils s'infléchissent brusquement dans le derme et subissent une forte diminution de calibre. Ces vaisseaux ont actuellement une médiocre valeur physiologique mais leur importance phylogénique est considérable, car ils représentent les artères iliaques de l'ancêtre, alors que celui-ci possédait encore des pattes postérieures. C'est dire que nous arrivons à une région distincte de celle qui précède.

Pourtant la vertèbre qui surmonte ce point ne présente que des particularités médiocres : elle est notablement écrasée, c'est-à-dire que son diamètre vertical (arcade neurale comprise) est un peu inférieur à son diamètre horizontal. D'autre part l'apophyse épineuse inférieure, qui se terminait en massue aux vertèbres précédentes, s'épanouit à son extrémité distale et paraît faiblement bilobée : nous reviendrons sur ce fait dans un autre chapitre (arcades hœmales). Quant à la côte, elle n'offre rien de spécial sinon qu'elle se prolonge vers l'arrière un peu plus que de coutume.

Première pièce bifurquée (fig. 6). — Nous arrivons maintenant à la

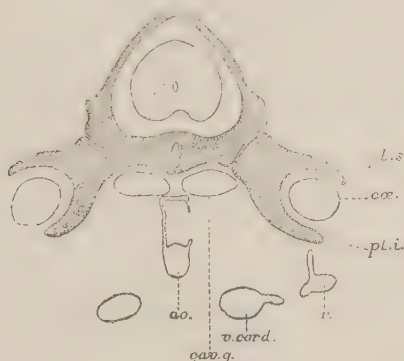


FIG. 6. — *Vipera aspis* : la dernière vertèbre lombaire : *pl.s.* pleurapophyse supérieure ; *pl.i.* pleurapophyse inférieure ; *cœ.* cœur lymphatique ; *v. card.* veine cardinale ; *r.* rameau ascendant de la cardinale ; *ao.* aorte ; *cav.g.* cavité générale.

vertèbre qui surmonte le cloaque, elle est encore surbaissée comme la précédente, mais à cela près, ne présente rien d'anormal; les pleurapophyses s'y trouvent toujours comme des épaulements bien individualisés et sans trace de bifidité; ils forment une saillie notable un peu plus large à la partie distale qu'à la base, et la masse principale de la pleurapophyse se trouve séparée du corps vertébral par un sillon supérieur assez accentué, et par un sillon inférieur plus profond encore. La particularité essentielle c'est la forme toute nouvelle de la côte; à la pleurapophyse s'appuie une pièce cartilagineuse indépendante, articulée à la vertèbre de la même façon que serait une côte, c'est-à-dire par une facette sensiblement plane largement appliquée sur la pleurapophyse; une capsule musculaire insérée sur le pourtour de cette facette rattache la pièce au pourtour de la pleurapophyse.

Mais le cartilage ne diminue pas de calibre à mesure que l'on s'éloigne de la tête comme il arrive pour une côte normale; la pièce se bifurque en deux rameaux l'un dorsal, l'autre ventral, largement séparés, et qui se raccordent entre eux par un demi-cercle. De ces branches, la plus élevée est relativement courte, tout à fait horizontale, et légèrement oblique vers l'arrière. Elle se termine par un crochet également dirigé vers l'arrière et noyé dans l'épaisseur de la musculature.

La branche inférieure se dirige vers le dehors et vers le bas et demeure quelque temps rectiligne; puis brusquement elle se recourbe vers l'arrière, devient parallèle à l'axe du corps et forme une sorte de crochet.

L'apophyse épineuse inférieure de cette vertèbre est franchement bifide à son extrémité postérieure.

Deuxième pièce bifurquée. — La vertèbre suivante est la première des vertèbres post-cloacales et nous constatons tout d'abord qu'elle est encore écrasée dorso-ventralement. Nous remarquerons en passant que ses apophyses articulaires antérieures sont extrêmement développées et se prolongent d'une façon notable vers l'extérieur en un bec puissant qui se noie dans la musculature.

Ici nous ne trouvons plus de côtes ou plus exactement la côte s'est soudée à la vertèbre; et cette disposition doit être d'origine récente car la trace de la soudure persiste fort longtemps dans l'embryon; elle est indiquée par une ligne plus foncée dans le

cartilage, et le long de cette ligne, les cellules sont petites, allongées et toutes parallèles à la ligne de soudure présumée, telles en un mot que l'on en rencontre sur les faces en contact d'une pleurapophyse et d'une côte libre. Quoi qu'il en soit nous abandonnons dès maintenant le nom de côte pour donner à cette pièce le nom de pleurapophyse : à l'indépendance près, elle est identique à la côte précédente, et pareillement bifurquée. La branche supérieure se dirige horizontalement, restant assez mince dans sa partie proximale pour se renfler en massue à l'extrémité libre. Cette extrémité s'infléchit quelque peu vers le bas et l'arrière, dessinant un crochet peu profond.

La branche inférieure est curviligne, et tourne sa concavité vers le haut ; elle est assez mince à la base, épaissie dans sa partie moyenne, et forme à la partie distale un crochet vers l'arrière. *Au voisinage immédiat de cette extrémité, l'on observe, un peu en dehors et un peu au-dessous, une lentille cartilagineuse indépendante qui constitue le rudiment squelettique du membre disparu.*

Troisième pièce bifurquée. — Peu de chose à dire de la vertèbre suivante : elle présente encore des apophyses articulaires antérieures extrêmement développées et fort saillantes vers l'extérieur ; la pleurapophyse bifurquée n'a plus ses deux branches complètement superposées : la branche supérieure se trouve légèrement en arrière de l'autre ; la branche inférieure, plus rigoureusement

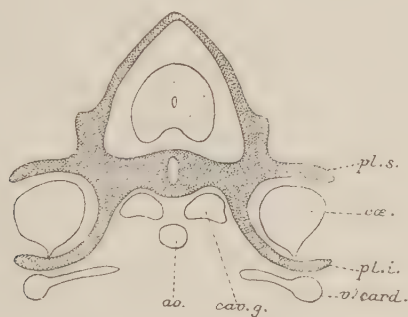


FIG. 7. — *Vipera aspis*: la deuxième vertèbre caudale (mêmes lettres qu'à la fig. 6).

transversale, tend à converger avec la branche inférieure de la précédente pleurapophyse vers le point où se trouve le cartilage représentatif du membre postérieur.

A cette vertèbre correspondent les premières hœmapophyses véritables, qui apparaissent indubitablement comme homologues aux apophyses épineuses inférieures des vertèbres précédentes.

Quatrième pièce bifurquée. — Rien de nouveau à signaler ; même allongement vers l'extérieur de l'apophyse articulaire antérieure ; même pleurapophyse bifurquée avec sa branche supérieure presque rectiligne et très longue, légèrement inclinée vers le bas. La branche inférieure, placée un peu en arrière, se compose de deux parties, l'une proximale faisant avec le plan vertical un angle de 45 degrés, l'autre, distale et sensiblement horizontale : il n'y a plus cette fois de crochet à l'extrémité de la branche inférieure.

Cinquième pièce bifurquée. — Les deux branches de la pleurapophyse sont presque rectilignes, et sensiblement de même longueur ; la branche supérieure est tout à fait horizontale, et la branche inférieure forme avec elle un angle de 45 degrés.

Sixième pièce bifurquée. — La première modification apparaît à la vertèbre immédiatement postérieure : la branche supérieure est beaucoup plus courte que tout à l'heure, et néanmoins elle reste en relation avec les mêmes régions musculaires ; quant à la branche inférieure elle présente une allure intéressante, et qu'il convient de retenir : sa partie proximale est encore incurvée et tourne sa concavité vers le haut ; mais sa portion distale tourne au contraire sa concavité vers le bas. On sait que la musculature ventrale se trouve à cette hauteur et dans tout le reste de la queue, limitée par un cylindre de fibres annulaires ; ce cylindre contient des organes variés dont les plus volumineux sont les glandes annexes des organes génitaux (sacs anaux), et chez le mâle les deux muscles rétracteurs des pénis : or la branche inférieure des pleurapophyses vient s'appliquer par sa partie distale sur ce cylindre musculaire ; elle en épouse la forme, et sert de soutien et de point d'appui à cette gaine. Or c'est précisément l'allure et la fonction des pleurapophyses ordinaires telles qu'on les rencontre par exemple dans la région moyenne de la queue. Les hœmapophyses qui demeurent séparées l'une de l'autre jusqu'à l'extrémité distale, concourent aussi à la suspension de cette gaine musculaire.

Septième pièce bifurquée (pseudo-bifurquée). — La vertèbre à laquelle nous arrivons ne possède plus à proprement parler de pleurapophyse bifurquée ; néanmoins des signes indiscutables,

montrent que la pleurapophyse unique ne diffère pas essentiellement des précédentes, et l'on peut dire qu'elle en dérive ; 1° par allongement de la partie proximale commune aux deux branches ; 2° par

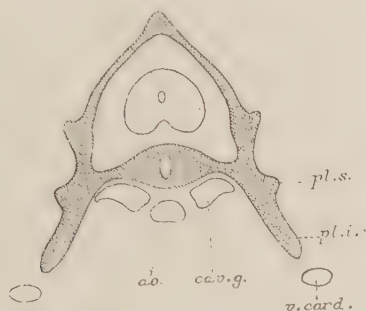


FIG. 8. — *Vipera aspis* : pleurapophyse à bifurcation imparfaite.

la réduction considérable de la branche supérieure ; 3° par une incurvation marquée de la branche inférieure qui se moule complètement sur la gaine musculaire où sont renfermés les organes génitaux accessoires.

De la branche supérieure, il subsiste une trace appréciable sous forme d'un épaulement assez court mais très accusé ayant du reste la direction et les rapports musculaires des pleurapophyses supérieures.

A partir de là nous trouvons des vertèbres caudales sous leur forme connue, c'est-à-dire avec pleurapophyse unique recourbée vers le bas et appliquée sur la gaine musculuse dont nous avons parlé : la première de ces pleurapophyses possède encore un épaulement très faible à sa face externe et à l'endroit où naissent habituellement les pleurapophyses supérieures.

Aucune des pleurapophyses caudales ne présente trace d'un foramen transverse, et dans la région pourvue de pièces bifurquées, ni l'une ni l'autre des deux branches ne présente la moindre trace de perforation ou de bifidité.

En résumé l'examen de cet échantillon nous révèle :

Une vertèbre avec côte libre bifurquée et apophyse épineuse inférieure légèrement bifide ;

Une vertèbre avec côte bifurquée et soudée mais présentant encore les traces de la soudure, avec apophyse épineuse inférieure large-

ment bifide (cette vertèbre correspond aux rudiments de la ceinture et du membre) ;

Trois vertèbres avec pleurapophyses franchement bifurquées, et hœmapophyses parfaites ;

Deux vertèbres avec pleurapophyses presque normales mais conservant des traces de bifidité.

Partout où il existe une bifurcation les deux branches sont rigoureusement superposées au moins à leur origine et l'on ne peut à cet endroit distinguer une branche antérieure et une branche postérieure ; si l'on examine au contraire l'extrémité libre de ces pièces on constate qu'elles ne sont pas superposées ; d'une façon générale on peut dire que les branches supérieures sont parallèles entre elles, à toutes les côtes ou pleurapophyses bifurquées ; au contraire les branches inférieures convergent fortement vers le point où se trouve encore un rudiment de la patte postérieure ; il résulte de là qu'à une pleurapophyse seulement, les deux branches sont correctement superposées ; à toutes celles qui la précèdent, les branches inférieures sont un peu en arrière des branches supérieures correspondantes ; à toutes celles qui la suivent les branches inférieures se trouvent en avant des branches supérieures correspondantes.

Les variations que l'on observe dans la Vipère sont d'intérêt médiocre et relativement rares elles portent en général sur le nombre et surtout sur le mode de rudimentation des dernières ; nous n'y insistons pas car nous les trouverons plus accusées sur la Couleuvre et sur l'Orvet.

Il nous reste quelques mots à dire de la formation des lymphapophyses ; et d'ailleurs sur ce point les observations de SALLE sont exactes.

Dès l'apparition du cartilage les lymphapophyses présentent sensiblement leur aspect définitif : les deux branches y existent d'emblée pareillement développées et complètement solidaires à leur partie proximale ; aucune différence entre elles ni sous le rapport de la taille ni sous le rapport de la différenciation ; aucune trace de séparation ou de soudure à leur partie commune ; il s'agit bien d'une seule pièce bifurquée dont toutes les régions sont contemporaines et équivalentes. La seule particularité notable est l'aspect massif de l'ensemble. La partie commune, ou tête de la pleurapophyse, est épaisse et courte : de même pour les deux branches ; elles ne sont pas convergentes par leurs extrémités libres et l'on dirait une

pleurapophyse pétaloïde fortement échancrée. L'encoche est occupée par un massif de tissu conjonctif rattaché à la ligne latérale et qui, du reste, est un épaissement local du myoseptum horizontal ; au centre de ce tissu une cavité médiocre représente la première ébauche du cœur lymphatique.

A partir de ce moment les deux branches vont grandir et se différencier de pareille façon ; elles s'allongent en faisant plus ou moins converger leurs pointes, et à aucun moment l'on ne trouve de différence histologique entre elles. Nous n'avons pas observé, par exemple, que l'une d'elles fut plus éburnée que l'autre, ainsi que l'avait avancé de ROCHEBRUNE.

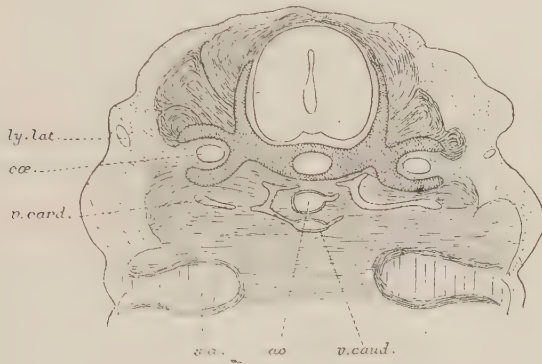


FIG. 9. — *Vipera aspis*: ébauche des lymphapophyses: *ly.lat.* sinus lymphatique latéral; *cœur*. cœur lymphatique; *ao.* aorte; *v.caud.* veine caudale; *v.card.* veine cardinale; *s.a.* sac anal.

§ II.

CŒURS LYMPHATIQUES DE LA VIPÈRE.

Les côtes bifurquées, les pleurapophyses bifides circonscrivent une région de longueur variable et qui intéresse au moins cinq segments de la région cloacale. Cet appareil squelettique formé d'anneaux incomplets a été comparé à une cage thoracique latérale, et il renferme un massif de tissu conjonctif qui fait partie intégrante du myoseptum horizontal. On sait que sur toute la longueur du corps ce myoseptum s'étend à peu près horizontalement entre la base des vertèbres et la ligne latérale du corps où il se raccorde

avec le tissu conjonctif sous-peaucier : il demeure généralement très mince et s'épaissit seulement à son intersection avec les septa transverses qui séparent les myotomes.

Ces lignes d'intersection correspondent précisément aux parties proximales des côtes, exactement comme il arrive pour les Poissons et les Batraciens. Quand nous passons à la région du cloaque, le septum horizontal prend un aspect tout différent ; il est extrêmement épaissi et sa section présente une forme circulaire avec deux prolongements amincis qui se dirigent l'un vers la vertèbre, et l'autre vers la ligne latérale ; les branches supérieures et inférieures du nebenthorax sont placées à la périphérie du massif et engagées dans le tissu. Le myoseptum épaissi est fait de cellules à parois minces et peu visibles pourvues de noyaux apparents.

Dans l'axe du massif se trouve une cavité volumineuse très allongée dont la paroi semble être une condensation du tissu conjonctif ; c'est le cœur lymphatique, organe très compliqué dont nous allons étudier successivement : la forme et la position, la texture, les connexions avec les organes voisins.

Il convient de rappeler tout d'abord les divers travaux qui ont été faits sur les cœurs lymphatiques et d'indiquer l'état actuel de nos connaissances à cet égard. Après la découverte des vaisseaux chylifères due à ASELLI (1622) et jusqu'à la fin du siècle dernier, les recherches sur ce point ont porté presque exclusivement sur des Mammifères, et n'ont guère révélé que des *vaisseaux lymphatiques*, des *canaux chylifères*. Nous entrons dans une seconde période quand HEWSON et MONRO abordent l'étude du système chez les Poissons, quand surtout JOHANNES MÜLLER et PANIZZA découvrent simultanément et indépendamment les cœurs lymphatiques des Batraciens et des Reptiles. C'est l'époque des dissections minutieuses et des techniques simples, l'époque des injections mercurielles ; l'inconvénient de cette méthode est évident ; le métal déchire les tissus frêles, se répand dans des lacunes qui n'ont point de communication réelle avec le système injecté, retourne les valvules, et finalement déforme par son poids les cavités qu'il remplit. Bien mieux l'on renonça très vite à chercher minutieusement un rameau lymphatique et l'on se borna à enfoncer la canule en des organes qui sont *bourrés de lymphatiques* : *il suffit de piquer au hasard la substance des tissus pour arriver tout de suite dans les cavités en communication avec le grand appareil vasculaire et pour y*

faire pénétrer le mercure (MILNE-EDWARDS). Inutile de dire que par cette méthode on peut injecter tout autre chose que le système lymphatique, et c'est ainsi que la cavité générale tout entière a été considérée comme une partie de ce système.

Avec KÖLLIKER commence la troisième période, celle des travaux histologiques où marquent surtout les noms de SAPPEY et de RECKLINGHAUSEN : on emploie des injections très fluides, et capables de colorer les parois, comme le nitrate d'argent, ou de colorer la lymphe elle-même ; on discute à l'infini sur les terminaisons lymphatiques, et sur l'origine des vaisseaux (1).

Dès la fin du XVII^e siècle, LEEUWENHOEK avait remarqué un organe pulsatile à l'extrémité postérieure du corps de l'Anguille. Il avait même constaté que ses pulsations n'étaient point synchrones de celles du cœur, mais il ne pouvait reconnaître la véritable nature de l'organe moteur ; il s'agissait en fait d'un cœur lymphatique, mais on était fort éloigné d'une pareille notion à cette époque. En 1831 MARSHALL HALL donnait une bonne description de cet organe, et reconnaissait ses connexions avec les sinus lymphatiques latéraux d'une part, avec la veine caudale d'autre part : à la même époque le même auteur constatait qu'après l'ablation du cœur chez la Grenouille certain vaisseau continuait à battre : il en fit un argument en faveur de sa théorie de la pulsation propre des artères, sans examiner la chose de plus près ; mais sur les entrefaites JOHANNES MÜLLER ayant observé les cœurs lymphatiques postérieurs de la Grenouille, eut connaissance du mémoire de MARSHALL HALL et devina que la pulsation provenait du voisinage de quelque cœur lymphatique inobservé : vérification faite il découvrit effectivement les deux cœurs antérieurs, et constata du même coup que la prétendue artère pulsatile était réellement un rameau de la veine jugulaire. En étendant ses recherches, J. MÜLLER retrouva les deux paires de cœurs lymphatiques chez la Salamandre et chez le Léopard.

La même année PANIZZA publiait à Pavie un grand travail sur les lymphatiques des Reptiles ; c'est là qu'il est fait mention pour la première fois des cœurs lymphatiques des Ophidiens : sur la droite

(1) De plus les recherches embryogéniques imposent la notion de cavité générale, distincte du système des cavités lymphatiques, et l'on s'est demandé si les communications de l'un et l'autre système sont naturelles ou accidentelles ; il ressortira de ce travail que les communications sont naturelles et que les deux appareils sont primitivement solitaires.

et sur la gauche du corps, à hauteur du cloaque l'auteur signalait une masse creuse et charnue remplie d'un liquide rosé identique à la sérosité qui remplit le canal thoracique de ces animaux. Les observations relatées ont été faites principalement sur *Coluber flavescens*, et l'auteur les déclare applicables également sous quelques réserves à *Coluber natrix* et à *Python amethyste*. Les cœurs sont des vésicules allongées ayant leur plus grande dimension parallèle à la longueur de l'animal, limitées antérieurement à l'avant-dernière côte qui est de forme normale, et s'étendant vers l'arrière à une distance variable : l'extrémité postérieure correspond à la pleurapophyse de la cinquième vertèbre caudale chez le *Python*, de la troisième caudale chez *Coluber flavescens* ; nous verrons tout à l'heure qu'il y a sur ce point des variations étendues, mais les limites indiquées correspondent à peu près à la moyenne.

PANIZZA a décrit très exactement l'appareil squelettique annexé au cœur lymphatique, il s'étend beaucoup moins sur les rapports de cet organe avec les cavités voisines ; pourtant des injections mercurielles lui ont permis de voir : 1^o qu'un liquide peut passer de la grande citerne lymphatique (cavité générale) dans le cœur sans pouvoir suivre la voie inverse ; 2^o qu'un liquide peut passer du cœur dans la veine caudale ou ses rameaux sans pouvoir revenir en arrière ; 3^o qu'il existe à l'entrée et à la sortie du cœur des valvules déterminant le sens des courants ; 4^o sur le vivant il existe une contraction rythmique de la vésicule lymphatique.

En 1835 WEBER ayant eu l'occasion d'étudier un individu de *Python tigris* mesurant sept pieds de long, porta son attention sur les cœurs lymphatiques. Il constata entre les deux organes une dissymétrie très prononcée, et nous verrons que cet accident est une chose fréquente. Le cœur droit présente à son bord interne et vers l'arrière une *oreillette* qui n'est point séparée d'ailleurs de la partie principale par une valvule, en sorte qu'il vaudrait mieux y voir une antichambre. A la face supérieure ou dorsale la cavité présente trois orifices munis de valvules par lesquels elle communique avec le tronc lymphatique qui court tout le long de la colonne vertébrale à sa face inférieure (grande citerne de PANIZZA, cavité générale des auteurs récents). A son bord inférieur ou ventral, le cœur lymphatique présente *deux ouvertures* par lesquelles il est relié à deux veines que l'injection rend très visibles. Du côté gauche les dispositions sont différentes et en particulier les deux veines aboutissent

à l'oreillette et non dans la partie principale du cœur. Pour les valvules l'auteur donne les mêmes indications que PANIZZA avait déjà fournies, et l'insufflation du tronc lymphatique sous-vertébral lui a permis de gonfler successivement le cœur, et les veines qui s'y rattachent.

WEBER ajoute quelques détails sur la texture des parois et signale quatre piliers musculaires qui donnent au cœur une certaine rigidité. Ces piliers sont sensiblement horizontaux mais non situés dans le même plan. Depuis ce travail de WEBER, divers savants se sont occupés des cœurs lymphatiques, mais en limitant presque toujours leurs recherches aux Poissons. HYRTL et surtout SAPPEY nous ont donné d'excellentes monographies de cet organe dans la classe des Poissons : il faut arriver à une époque très voisine de la nôtre pour trouver de nouveaux progrès et les principaux sont la découverte d'une double série de cœurs lymphatiques chez les Batraciens urodèles.

En 1884 WELIKY signalait plusieurs cœurs lymphatiques situés sous la peau et dans le sillon latéral, chez *Salamandra maculosa* et *Siredon pisciformis* ; il les décrit comme de petites vésicules pulsatiles que l'on rencontre aussi bien dans la région caudale que dans le tronc ; en 1886 le même auteur précise sa découverte ; il compte jusqu'à vingt paires de cœurs dans l'*Axolotl* et indique leurs rapports avec la veine latérale qui suit pareillement la ligne latérale : cette veine forme à hauteur de chaque cœur une sorte d'anse demi-circulaire : les voies afférentes pour ce cœur sont des canaux assez courts qui drainent les tissus dans la région voisine, puis deux émissaires venus du tronc lymphatique longitudinal. Comme voie efférente un rameau veineux entraîne la lymphe du cœur dans la veine latérale : les choses se passent de même pour *Salamandra maculosa* ; enfin si l'on examine des têtards de Grenouille mesurant 2 à 3, 5 centimètres on trouve dans la queue, tout le long de la même ligne, des cœurs pulsatiles qui apparaissent comme des taches claires entourées de pigment : ils ont avec la veine latérale les connexions habituelles.

Ajoutons que LEYDIG en étudiant le *Pseudopus* avait trouvé dès 1872 des corpuscules grisâtres régulièrement distribués le long de la ligne latérale : à cette époque il les avait considérés comme des organites nerveux ; mais depuis la découverte de WELIKY, il incline à les considérer comme des cœurs lymphatiques.

Nous verrons tout à l'heure que les résultats essentiels de ces recherches peuvent être étendus aux Reptiles et présentent une grande généralité. Nous verrons aussi que les traits essentiels demeurent constants, mais qu'il peut y avoir de curieuses variations sous le rapport de la place, de l'importance des cœurs et aussi des modifications de connexions.

Forme et position des cœurs lymphatiques.

Chez la Vipère adulte et chez les embryons suffisamment âgés le cœur lymphatique occupe en général cinq somites ; il n'est pas rare cependant de lui trouver une étendue plus considérable. Son calibre n'est pas absolument uniforme et l'on peut dire d'une façon générale qu'il va en s'atténuant vers l'arrière ; en outre il présente des étranglements métamériques au niveau des pièces squelettiques qui l'encadrent. Il se termine invariablement vers l'avant à la dernière côte normale ; mais nous ne pouvons dire que ce soit un repère absolument certain parce que nous ne sommes pas sûr que le nombre des côtes bifurquées présacrées soit rigoureusement fixe.

Vers l'arrière, le cœur va aussi loin que la première pleurapophyse normale, ce qui est encore une limite très variable d'une espèce à une autre et même entre les individus d'une même espèce. Assez fréquemment, mais non toujours, on observe que la partie postérieure du cœur présente la disposition que WEBER a qualifiée par le terme d'oreillette. Les choses peuvent être rigoureusement interprétées de la façon suivante : le dernier étranglement métamérique du cœur est généralement plus étroit que les autres, et il en résulte une antichambre relativement isolée de la partie principale ; tantôt la communication reste très large, tantôt les deux cavités sont presque isolées et ne conservent qu'une étroite ouverture à leur point de contact : ajoutons que cette oreillette est souvent rejetée en dehors, et que son individualité paraît alors d'autant plus nette.

A l'intérieur de l'organe nous n'avons jamais rencontré les piliers musculaires que WEBER a signalés dans le cœur lymphatique de *Python tigris* ; nous ne contestons pas du reste leur existence dans cette espèce et nous montrerons même qu'elle s'interprète très facilement ; mais on ne trouve rien de semblable chez la Vipère.

Quant à la texture des parois du cœur, elle est relativement simple, et du reste assez bien connue ; le tissu conjonctif très lâche qui forme

le myoseptum devient de plus en plus dense vers le cœur lymphatique et progressivement les cellules y prennent une forme étirée parallèlement à la surface de l'organe : on arrive ainsi à une couche épaisse de fibres sans orientation bien marquée mais qui pour la plupart sont obliques à l'axe du cœur.

On a quelquefois décrit à la face interne du cœur un épithélium pavimenteux lisse, mais nous n'avons jamais rien observé de pareil, et les fibres enroulées forment la paroi dans toute son épaisseur : nous ne pouvons donc certifier la présence d'une intima dans cet organe.

Cette paroi est interrompue en divers points par l'abouchement des divers canaux qui arrivent au cœur ou qui en partent, et le raccordement se fait toujours par une valvule tournée vers l'intérieur ou vers l'extérieur de l'organe et qui est elle-même un lambeau de la paroi.

Connexions du cœur lymphatique avec l'appareil lymphatique général.

On sait que tout le long de la ligne latérale il existe un appareil vasculaire dont la nature a été longtemps discutée : on voulut y voir successivement une veine, une artère, un sinus lymphatique, alors qu'en réalité il y a tout cela simultanément ; et à ce faisceau vasculaire vient encore s'ajouter chez les Poissons un appareil muqueux que SAPPEY nous a fait connaître. Les travaux de WELIKY ont montré que chez beaucoup de Batraciens, le sinus lymphatique de la ligne latérale est remplacé ou complété par une série de cœurs lymphatiques qui drainent respectivement le district voisin, reçoivent par surcroît la lymphe d'un grand sinus sous-vertébral, et déversent leur contenu dans la veine latérale : nous allons trouver quelque chose de très analogue chez les Serpents.

Tout le long de la ligne latérale les embryons présentent une veine et une artère latérale très développées, mais qui chez l'adulte perdent beaucoup de leur importance. Suivant le même trajet chemine un canal lymphatique de fort calibre : mal endigué, d'allure irrégulière, il apparaît tout d'abord comme une lacune plus ou moins continue dans le conjonctif du myoseptum ; il faut quelque attention pour distinguer sur les coupes la continuité des diverses parties. Ce sinus envoie métamériquement des émissaires transverses vers

l'intérieur, et toujours dans l'épaisseur du septum horizontal ; il y a très régulièrement un de ces émissaires par somite et le sens du courant lymphatique est très nettement indiqué par la présence des valvules qui sont invariablement dirigées vers l'intérieur du cœur : elles permettent par conséquent l'entrée de la lymphe dans cet organe et s'opposent au retour inverse. Quant au sens du courant dans le sinus latéral il est plus difficile de l'indiquer avec certitude, mais il paraît se faire de l'arrière vers l'avant si l'on en juge par l'obliquité des émissaires transversaux.

Examinons maintenant la face interne du cœur, celle qui regarde la colonne vertébrale : nous y voyons toute une série de connexions avec des cavités nouvelles. Sous la colonne vertébrale, et dans toute l'étendue de la queue, il existe une grande cavité partiellement occupée par certains organes, comme l'aorte, la veine sous-intestinale (veine caudale) quand elle existe, les hœmapophyses ; cette cavité, morphologiquement unique, se trouve subdivisée en trois sinus longitudinaux ; un sinus médian se trouve délimité par la colonne vertébrale vers le haut, par les viscères et la musculature viscérale vers le bas ; enfin latéralement il est borné par les hœmapophyses et le plan musculaire qui relie de proche en proche toutes les hœmapophyses d'un même côté. Cette cavité forme la grande citerne lymphatique de PANIZZA, les sinus lymphatiques de WEBER : il faut y voir simplement le résidu de la cavité générale et l'on s'en assure facilement en observant la continuité de cette cavité en avant et en arrière du cloaque. Sur le vivant tout cet espace contient une quantité notable de lymphe et cela n'a rien de surprenant : alors même qu'il n'y aurait pas d'ouvertures normales entre la cavité générale et l'appareil lymphatique, la transsudation peut amener le plasma en ces points, tandis que les leucocytes y arrivent par voie de diapédèse ; mais cette lymphe ainsi accumulée retourne au système lymphatique par des voies bien déterminées que nous allons décrire.

On observe dans chaque somite deux paires de canaux lymphatiques ménagés dans le myoseptum et se dirigeant transversalement de la cavité générale vers le cœur correspondant. Ces canaux débouchent largement dans la cavité générale sans présenter en ce point de valvule. Au contraire à leur arrivée dans le cœur, ils se prolongent en museau de tanche et ce mode de terminaison empêche tout reflux de la lymphe dans les canaux au moment de la systole.

Le plus antérieur des deux lymphatiques appartenant au même somite se termine précisément dans l'étranglement métamérique du cœur, à hauteur par conséquent des fourches squelettiques, tandis que le canal postérieur débouche à pleine paroi à peu de distance lui-même de la pleurapophyse. Nous constatons aussi que dans les somites qui suivent immédiatement le cœur ; il existe pareillement deux canaux transverses qui viennent encore se jeter dans cet organe par une ouverture à valvule.

Il est à noter que tous ces trajets lymphatiques allant de la cavité générale au cœur sont d'importance inégale ; il arrive fréquemment que certains d'entre eux, et surtout le premier de tous, prenne la prédominance.

Connexions du cœur lymphatique avec l'appareil circulatoire.

Les rapports du cœur lymphatique avec les vaisseaux de la région ont été signalés déjà par PANIZZA et par WEBER, mais d'une façon très imparfaite. Ces auteurs avaient bien constaté que la lymphe est chassée dans une ou plusieurs veines par des orifices munis de valvules : le cœur lymphatique, dit WEBER, présente à son bord interne ou ventral deux ouvertures par lesquelles il est relié à deux veines très visibles. Celles-ci sont reliées à la veine du membre postérieur rudimentaire, au début du tronc veineux qui va desservir les reins. Cette description doit être inexacte, même pour le *Python*, et la figure que donne l'auteur apparaît déjà plus correcte que son texte, car l'on y découvre une veine terminée en cul-de-sac au voisinage immédiat du cœur, et cheminant entre les deux veines qui aboutissent au cœur ; il est très vraisemblable que cette veine singulière est identique à ses voisines et qu'elle devait constituer aussi une voie efférente de la lymphe avant qu'un accident ne l'eût détachée du cœur lymphatique.

L'appareil circulatoire présente une grande simplicité dans la région qui nous occupe, mais il est assez peu connu pour qu'il soit convenable de le décrire brièvement.

Dans la queue, l'aorte chemine le long de la colonne vertébrale, flanquée jusqu'au cloaque par les hœmapophyses : à l'arrière de chaque vertèbre il s'en détache une paire de vaisseaux ascendants qui sont réunis immédiatement sous la vertèbre par un pont vascu-

laire. Parfois l'une des artères ascendantes s'atrophie laissant comme trace une petite hernie sur l'aorte à l'endroit qui fut son point de départ.

Aux angles du pont artériel il part de chaque côté un vaisseau dirigé vers l'avant et parallèle à l'axe du corps; ces vaisseaux s'infléchissent bientôt vers l'extérieur, rampent à la face inférieure de la cavité générale et se subdivisent en trois rameaux : *A*) l'un d'eux pénètre dans la vertèbre par le trou de conjonction, il suit la racine nerveuse antérieure, s'applique sur la face ventrale de la moelle et vient gagner l'artère sous-neurale : on sait que celle-ci fournit le sang artériel à la moelle par des vaisseaux qui montent à droite et à gauche du canal de l'épendyme et qui se ramifient dans la masse; *B*) la seconde branche artérielle monte le long de la vertèbre à sa face externe et finalement se ramifie dans la musculature dorsale; *C*) la troisième artère irrigue les organes situés au-dessous du septum horizontal, c'est-à-dire la musculature ventrale, et en particulier les rétracteurs des pénis s'il y a lieu, enfin les glandes génitales annexes (sacs anaux); ajoutons qu'il existe une artère longitudinale sous chacun des sacs anaux, et ces artères vont se jeter dans l'aorte ou plus exactement dans les artères iliaques immédiatement en arrière du cloaque.

Le système veineux (fig. 10) est essentiellement représenté dans la queue par deux veines situées à droite et à gauche du cylindre musculaire où sont enfermées les parties annexes des organes géni-

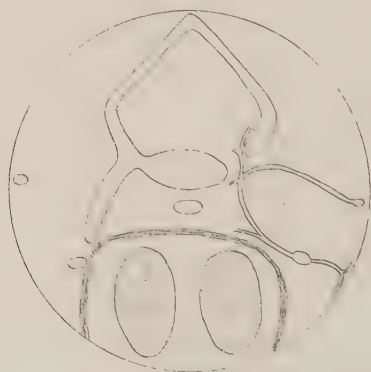


FIG. 10. — *Vipera aspis* : section dans la queue d'un embryon assez âgé.

taux; on doit les considérer par conséquent comme *extérieures au squelette* puisque les pleurapophyses sont précisément appliquées

sur le manchon musculaire, et l'on n'observe pas de veine caudale sous l'aorte. Cette description du reste ne s'applique pas à la Couleuvre, mais seulement à la Vipère, et à partir d'un certain âge.

Les veines en question ne sont autre chose que les cardinales : de vertèbre en vertèbre chacune d'elles fournit un certain nombre de rameaux : 1^o une veine horizontale qui gagne la peau et s'y bifurque en une branche ascendante et une branche descendante ; 2^o une autre veine horizontale qui s'enfonce vers l'intérieur et pénètre dans le cylindre musculaire précité ; 3^o enfin un rameau ascendant qui se dirige vers la vertèbre, pénètre par le trou de jonction et se jette finalement dans le sinus veineux qui occupe le coin latéro-inférieur du canal rachidien. Il existe en ce point un véritable carrefour veineux étroitement accolé au ganglion rachidien, et dont les principales branches sont : un vaisseau en fer à cheval qui réunit les deux sinus en passant par dessus la moelle à l'intérieur de la vertèbre, un rameau qui émerge par dessus le ganglion pour se distribuer à la musculature dorsale, enfin le rameau sous-ganglionnaire qui rejoint la veine cardinale.

Ces dispositions ne se trouvent réalisées qu'à partir d'un certain âge et persistent chez l'adulte ; elles se conservent sans modification notable dans toute la longueur de la queue sauf au voisinage immédiat du cloaque : quand on approche de cet organe, on observe que les cardinales se relèvent progressivement et se rapprochent l'une de l'autre en même temps que leur calibre augmente ; il résulte de ce rapprochement que les veines cardinales deviennent *intérieures au système de pleuro-popée* ; *alors qu'elles étaient demeurées en dehors dans tout le reste de la queue*. Tout à l'heure elles dépassent les sacs anaux, maintenant elles viennent se placer au-dessus de ces derniers organes. Ces glandes génitales accessoires, dont l'importance en toutes choses est fort considérable, se terminent en avant par une sorte de pédoncule creux aminci, dirigé vers l'extérieur et vers le bas : elles aboutissent aux deux coins de cloaque, sur sa base postérieure, et si l'il s'agit d'un mâle l'orifice des glandes se trouve précisément sur le fourreau pénial, en sorte que dans l'érection, cet orifice est entraîné au dehors à la face antérieure de chaque pénis et très près de sa base.

C'est à partir du point où les glandes annexes se dirigent vers l'extérieur que les cardinales commencent à se trouver très voisines l'une de l'autre, et dans l'intervalle qui sépare ce point du cloaque.

on peut dire qu'il existe entre elles *deux anastomoses transversales*: en réalité (voir fig. 11) ces deux anastomoses sont rarement

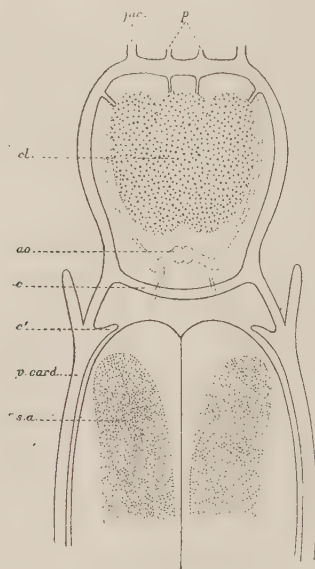


FIG. 11. — L'appareil circulatoire dans la région cloacale : *v. card.* veine cardinale ; *c.* 1^{re} anastomose postcloacale des cardinales ; *c'* 2^e anastomose (incomplète) ; *cl.* cloaque ; *ao.* aorte au niveau des iliaques ; *s. a.* sac anal ; *jac.* veine de Jacobson ; *p.* veine porte.

complètes : presque toujours l'une d'elles, la plus éloignée du cloaque se trouve réduite à deux tronçons partant des cardinales au même niveau, se dirigeant l'un vers l'autre sans s'atteindre et se terminant en cul-de-sac : parfois même l'anastomose postérieure est représentée seulement par des vestiges médiocres, sortes de hernies à la face interne des cardinales. L'anastomose antérieure, celle qui se trouve le plus rapprochée du cloaque, conserve presque toujours son intégrité. Fréquemment l'on en voit partir vers l'arrière une petite veine, située dans le plan de symétrie au-dessous de l'aorte, ou même deux petites veines parallèles très voisines. Ce ou ces vaisseaux dont l'importance physiologique est presque nulle, dont la longueur est très minime, ont une grande importance morphologique : ils représentent la veine caudale qui se trouve chez tous les Vertébrés et même chez la Vipère jusqu'à un certain âge, mais qui s'est atrophiée de bonne heure dans ce dernier type et dans quelques autres.

Si nous continuons vers l'avant, nous voyons les deux cardinales contourner le cloaque en s'écartant l'une de l'autre : puis en avant de cet organe, elles se trouvent réunies par une nouvelle anastomose transversale. A ce niveau commence un plexus sanguin dont les éléments essentiels sont les suivants :

Deux veines latérales symétriques qui se trouvent dans le prolongement des veines cardinales et doivent être considérées comme leur suite naturelle, elles aboutissent aux reins et ont reçu le nom de veines rénales afférentes ; on les a souvent désignées sous le nom de veines de Jacobson ; deux veines intérieures aux précédentes et branchées sur l'anastomose transversale : ces deux veines internes qui vont vers l'arrière jusqu'au cloaque se prolongent aussi quelque temps vers l'avant et finissent par se confondre en un tronc médian unique, qui se trouve placé au-dessus de l'intestin, au-dessous de l'aorte ; c'est la veine porte ; les deux branches qui la constituent sont plusieurs fois anastomosées avant d'être réunies définitivement. Dans toute cette région précloacale, les deux veines desservant chaque moitié du corps sont réunies l'une à l'autre par de nombreuses anastomoses transverses (deux par somite pour chaque côté du corps) et le système veineux présente ainsi un aspect scalariforme. Quelque chose d'analogue avait été vu déjà par JACQUART sur le Python : il y a d'ailleurs de nombreuses interruptions dans l'échelle, et c'est tantôt un échelon qui manque, et tantôt un segment des deux grandes veines qui s'atrophie dans l'intervalle de deux échelons. Néanmoins le plan général se reconnaît toujours et les interruptions n'ont aucune importance car elles varient dans leur position d'un individu à un autre.

L'étude des Sauriens et des Crocodiliens conduit à une interprétation légèrement différente à raison de l'importance que présente chez ces animaux la veine caudale : la veine caudale se bifurque à l'arrière du cloaque et les deux branches résultant de cette bifurcation (ce que nous avons appelé l'anastomose postcloacale des veines cardinales) reçoivent respectivement les deux veines cardinales ; les veines qui embrassent le cloaque et qui se continuent jusqu'aux reins (veines afférentes rénales ou veines de Jacobson) seraient ainsi la suite de la veine caudale et non la suite des cardinales : nous nous sommes rallié à l'interprétation inverse qui est celle de BALFOUR, à raison des faits observés par cet auteur, à raison aussi des anastomoses multiples entre les deux cardinales, anastomoses qui ne

peuvent être considérées comme le dédoublement de la veine caudale, et qui subsistent même en l'absence de cette dernière.

Nous avons décrit assez longuement cet appareil intéressant parce qu'il est peu connu et qu'il importait au surplus de préciser la place et la nature des vaisseaux qui vont nous occuper maintenant.

Les cœurs lymphatiques sont placés comme nous l'avons dit à hauteur du cloaque et en arrière de cet organe, c'est-à-dire dans la région où les deux veines cardinales se trouvent le plus rapprochées l'une de l'autre : la région postérieure de chaque cœur se trouve *au-dessus* de la veine cardinale, tandis que les portions moyenne et antérieure, se trouvent en dehors et au-dessus de la même veine.

La veine cardinale émet dans chaque somite et aussi longtemps qu'elle se trouve au-dessous du cœur lymphatique, un rameau ascendant qui va se terminer à la face ventrale du cœur lymphatique.

Ainsi la région postérieure du cœur lymphatique reçoit des veines métamériques qui naissent directement de la veine cardinale.

À l'endroit où les veines cardinales se rapprochent l'une de l'autre, et cessent par conséquent de courir sous le cœur, il part de chacune d'elles un rameau horizontal qui se dirige d'abord vers l'extérieur puis s'infléchit parallèlement à l'axe du corps pour se placer sous les portions moyenne et antérieure du cœur lymphatique. Ce vaisseau qui fournit chemin faisant des veines iliaques rudimentaires se termine en cul-de-sac à l'avant : *il envoie dans chaque somite, et aussi longtemps qu'il se trouve sous le cœur lymphatique un rameau ascendant qui va se terminer contre la paroi du cœur.*

Ainsi le cœur lymphatique reçoit *métamériquement* sur toute sa longueur des veines ascendantes qui sont directement ou indirectement du domaine de la veine cardinale. Tous ces vaisseaux sont morphologiquement équivalents, mais au point de vue physiologique ils n'ont pas tous la même importance : en général trois ou quatre aboutissent effectivement au cœur lymphatique et communiquent avec sa cavité ; ce sont ceux qui correspondent à la région moyenne, les autres se terminent en cul-de-sac contre la paroi du cœur ou à quelque distance : la communication est établie sur un type uniforme : la paroi du cœur forme une évagination conique qui pénètre assez loin dans la lumière du vaisseau et se termine par une fente : il résulte de cette disposition que les liquides peuvent passer

du cœur dans les veines sans que le retour inverse soit possible : l'appareil conique se comporte comme une valve quand la pression dans la veine est plus forte que dans le cœur.

Nous venons de décrire fidèlement les dispositions présentées par certains exemplaires qui nous ont paru correspondre au type moyen : ce sont celles que nous reproduisons dans la fig. 11 ; mais il convient de signaler les variations nombreuses que l'on rencontre dans tout le système ; la plus fréquente de toutes, en ce qui concerne le système veineux a été reproduite par la fig. 12 ; on y voit que la

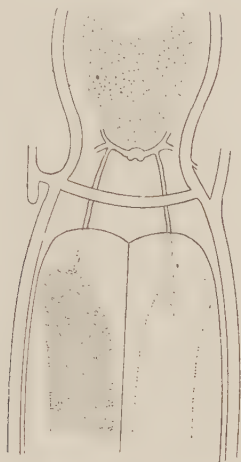


FIG. 12. — L'appareil circulatoire dans la région cloacale.

veine afférente correspondant à la partie antérieure du cœur lymphatique possède une allure particulière : issue de la veine cardinale au moment où celle-ci s'infléchit vers l'intérieur, c'est-à-dire en arrière de l'anastomose postcloacale, elle demeure sensiblement rectiligne. Cette disposition, et celle que nous avons décrite tout d'abord, peuvent coexister sur un même individu, chacune d'elles intéressant un côté du corps.

Ces variations si fréquentes sont indépendantes de celles que l'ontogénie entraîne et que nous étudierons tout à l'heure : on trouve les différents types réalisés dans une série d'embryons parvenus au même stade, *comme aussi dans les embryons d'une même portée, lesquels peuvent être au surplus à des stades très différents.*

Nous pouvons résumer les faits acquis de la façon suivante : les cœurs lymphatiques sont des cavités creusées dans l'épaisseur du myoseptum horizontal à hauteur du cloaque ; ils sont formés par une série de renflements métamériques que séparent des étranglements plus ou moins accusés ; le nombre de ces renflements est variable ; chaque chambre reçoit un émissaire du sinus lymphatique qui suit la ligne latérale et deux émissaires venus de la cavité générale : chaque chambre peut évacuer son contenu dans une veine qui aboutit, directement ou non, à la veine cardinale : *le système est donc complètement métamérique, et fonctionnerait parfaitement si les chambres étaient isolées les unes des autres. On est donc conduit à se demander si l'appareil n'est pas formé par la coalescence secondaire d'organes primitivement indépendants et tous identiques*, cette hypothèse se trouve déjà indiquée par la variabilité du nombre des chambres, par l'indépendance relative de l'une des chambres, la dernière. Elle prendrait une force plus grande encore, si nous trouvions à un stade plus jeune une indépendance plus marquée, ou si nous trouvions en dehors de la région sacrée des cœurs lymphatiques isolés même à l'état rudimentaire.

Nous allons voir que le premier point n'est pas réalisé, mais que le second l'est partiellement, et qu'il existe dans la queue des cœurs rudimentaires au moins chez l'Orvet.

Si l'on examine un embryon très jeune avant la différenciation du squelette et celle de la cavité générale, on y observe déjà les cœurs sacrés : le système lymphatique est alors beaucoup moins avancé que l'appareil circulatoire, néanmoins l'on y distingue des sinus latéraux très développés dans la queue. Quant aux cœurs ils sont à ce moment réduits à trois chambres qui paraissent contemporaines et qui correspondent au milieu du cœur définitif : ces chambres sont déjà reliées au sinus latéral mais elles n'ont pas encore leurs voies efférentes ; pourtant on distingue déjà l'amorce des vaisseaux qui recevront la lymphe, les chambres extrêmes apparaîtront un peu plus tard comme des expansions et les vaisseaux qui leur correspondent apparaîtront en même temps : en général ils ne prendront pas de connexion réelle avec le cœur et ce sont seulement des ébauches terminées en cul-de-sac.

§ 3.

CŒURS LYMPHATIQUES DE LA COULEUVRE.

L'étude de la Couleuvre (*Coronella lævis*) nous a fourni peu de renseignements nouveaux : les cœurs lymphatiques et les organes voisins y sont presque identiques à ceux de la Vipère ; pourtant quelques détails sont dignes d'attention.

Le système circulatoire présente une disposition assez primitive (fig. 13) et fort analogue à celle que l'on observe chez le très jeune

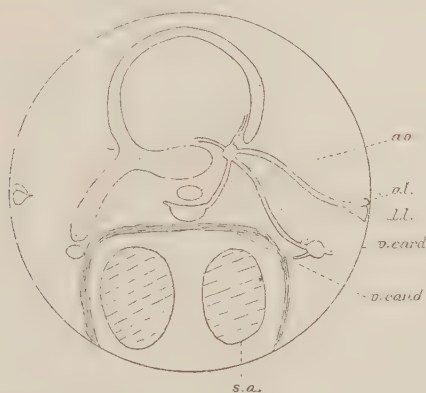


FIG. 13. — *Coronella lævis* : système veineux caudal : *ao.* aorte ; *v. caud.* veine caudale ; *v.l.* veine de la ligne latérale ; *v. card.* veine cardinale ; *l.l.* sinus lymphatique latéral ; *s.a.* sac anal.

Vipereau ; on remarque tout le long de la queue : 1° une veine caudale placée sous l'aorte ; 2° une paire de veines vertébrales placées sur les flancs de l'aorte en dehors des hœmapophyses et au-dessous des pleurapophyses ; 3° une paire de veines cardinales passant à la pointe et un peu en dedans des pleurapophyses ; 4° une paire de veines qui suivent la ligne latérale.

Ainsi la veine caudale qui s'atrophie de si bonne heure chez la Vipère, persiste presque toujours chez la Couleuvre (une seule fois nous l'avons trouvée presque atrophiée à quelque distance du cloaque) ; et pourtant ici elle est bien mal protégée car les hœmapophyses ne se ferment pas et la veine caudale se trouve précisément entre leur pointe au sommet des chevrons.

Les veines vertébrales sont sinueuses et de calibre irrégulier : elles se trouvent dans la cavité générale et celle-ci comme chez la

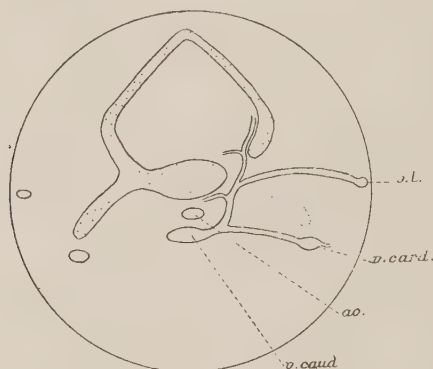


FIG. 14. — *Vipera aspis* très jeune (mêmes lettres qu'à la fig. 13).

Vipère forme deux sinus ininterrompus aux angles supérieurs de l'arcade hémale.

Ces veines vertébrales sont reliées métamériquement à la caudale et fournissent au même niveau un rameau intra-rachidien qui passe à la face interne du ganglion nerveux : de plus elles sont reliées aux cardinales par dessous les pleurapophyses et aux veines latérales par dessus les pleurapophyses : tous ces éléments existent chez le Vipereau très jeune à l'exception de la veine vertébrale, et les figures 13 et 14 montrent la grande analogie des deux dispositions : chez le Vipereau plus âgé la caudale a disparu comme nous l'avons dit et le système veineux se simplifie notablement.

En approchant du cloaque les deux cardinales montent vers la vertèbre en escaladant les flancs du cylindre où sont contenus les sacs anaux et les rétracteurs des pénis ; la veine caudale se bifurque et ses deux rameaux, filant à droite et à gauche du cloaque, cheminent quelque temps à côté d'une cardinale ; sur ce trajet il y a échange de commissures transverses : enfin les deux veines voisines se réunissent en une seule qui se jette dans le rein.

Le cœur lymphatique est superposé à la cardinale, puis à la cardinale et à un rameau de la caudale, enfin à la veine qui résulte de leur union : c'est à ce système qu'il envoie son contenu.

Il convient de noter que le cœur lymphatique présente plus de variations que celui de la Vipère : tantôt il a une longueur supérieure

et occupe six somites, tantôt il n'en occupe que quatre ; il n'est pas rare non plus que l'un des cœurs soit plus étendu que l'autre : enfin on y rencontre fort souvent l'oreillette ou cœur postérieur relativement isolé (Planche VI, fig. 2).

Dans un cas seulement nous avons observé un mince tractus musculaire tendu entre les parois, à l'étranglement limite de deux chambres, et c'est là sans doute un rudiment de ces piliers que WEBER avait signalés dans le cœur du *Python tigris*.

Les cœurs de la Couleuvre lisse présentent aussi des variations de calibres assez notables et parfois ils sont tellement gros ou tellement irréguliers que les deux branches des lymphapophyses s'en trouvent déformées. Parmi les modifications corrélatives du nebenthorax nous mentionnerons les suivantes : la série des lymphapophyses est suivie fréquemment par une ou deux paires de pleurapophyses singulières ; sur leur bord supérieur, à quelque distance de la vertèbre on observe une saillie plus ou moins prononcée et dirigée vers l'extérieur ; elles paraissent dérivées des lymphapophyses par rudimentation de la branche supérieure, elles ont à cela près la forme et la direction des pleurapophyses normales : nous avons déjà signalé pareil accident chez la Vipère, et nous verrons que divers auteurs en ont déduit une explication des lymphapophyses.

On peut même, quoique plus rarement, trouver quelque chose d'analogue à l'autre bout du nebenthorax ; les côtes de l'avant-dernière paire peuvent porter un tubercule sur leur bord externe, c'est-à-dire une branche supérieure rudimentaire, de sorte que la Couleuvre rappelle à cet égard certaines espèces qui d'après SALLE possèdent deux paires de côtes bifides : telles sont *Acanthophis antarcticus*, *Python reticulatus*, *Python bivittatus*, *Coluber guttatus*, etc.

D'autre part on rencontre parfois un second mode de rudimentation des lymphapophyses ; c'est une apophyse robuste dirigée vers la ligne latérale comme sont habituellement les lymphapophyses et non vers le bas comme sont normalement les pleurapophyses caudales : la pièce est notablement élargie, mais ses bords supérieur et inférieur sont parallèles ; seulement à son extrémité libre on observe une encoche plus ou moins profonde, parfois médiocre et aiguë, parfois élargie en profondeur ; cette encoche paraît taillée à l'emporte-pièce dans une apophyse unique, et elle se trouve remplie par le tissu conjonctif du myoseptum horizontal : ce mode de rudi-

mentation semble indiquer que l'appareil lymphatique a joué un rôle actif dans la bifurcation des pièces latérales du squelette.

Les deux appareils sont évidemment subordonnés l'un à l'autre, et l'on a l'impression que le squelette s'est adapté aux allures capricieuses du cœur : il ne faut pas s'en étonner car le cœur lymphatique se façonne à une époque précoce où le squelette est encore plastique et bien avant le début de l'ossification.

§ IV.

CŒURS LYMPHATIQUES DE L'ORVET.

En examinant le squelette d'un Orvet on peut deviner l'existence des cœurs lymphatiques sacrés, et même, dans une certaine mesure présumer leur forme et leur dimension.

Rappelons d'abord quelques indications générales sur ce squelette.

Les vertèbres lombaires n'offrent rien de remarquable : les pleurapophyses ont une forme très analogue à celle que nous avons décrite chez les Ophidiens et supportent des côtes à une seule tête. *La dernière côte libre est de tous points identique aux précédentes pour sa portion distale.* A sa partie proximale, elle présente comme nous l'avons dit, une double tête. On n'observe à la face ventrale de ces vertèbres aucune trace d'arcade hœmale, ou d'apophyse inférieure.

La première vertèbre caudale, ou plus exactement la première vertèbre sacrée, se distingue immédiatement des précédentes par l'absence de côtes, et le développement exagéré des pleurapophyses ; il est facile de reconnaître en réalité que la côte s'est soudée à une pleurapophyse normale, et la trace de cette soudure demeure longtemps apparente ; on la reconnaît immédiatement sur les coupes à la disposition particulière des éléments. Malgré l'origine indépendante de sa partie distale, nous donnerons à cette pièce le nom de pleurapophyse en raison de sa solidarité actuelle avec la vertèbre.

Or cette pleurapophyse est bifurquée : elle est constituée par deux branches placées l'une au-dessus de l'autre, fortement concaves l'une vers l'autre, et plus ou moins convergentes par leurs extrémités libres ; l'ensemble constitue donc un anneau elliptique ouvert à son

sommet externe ; c'est en somme la disposition que nous avons rencontrée chez les Ophidiens et décrite sous le nom de lymphapophyse. Quelques particularités doivent être notées ; la branche *inférieure* présente à son extrémité libre un crochet massif auquel vient s'appuyer le cartilage rudimentaire du bassin. Enfin, détail très important, la branche inférieure de la pleurapophyse est perforée près de sa base d'un canal étroit mais fort net qui suit une direction rigoureusement horizontale.

La vertèbre suivante peut être appelée *deuxième sacrée* car elle sert aussi d'appui au bassin : elle est presque identique à la précédente, la pleurapophyse en est toujours très nettement bifide et les deux branches sont fortement développées ; la branche inférieure a presque toujours la forme d'un quart de cercle, et l'on observe à sa base le même canal transverse que tout à l'heure ; la branche supérieure est horizontale, et son extrémité libre sert de point d'appui au cartilage du bassin ; à partir de ce point ce cartilage descend obliquement vers l'avant pour aller s'appuyer à la branche inférieure de la première pleurapophyse sacrée. La deuxième vertèbre sacrée possède déjà des *hæmapophyses*, les premières de la série.

Les vertèbres qui suivent sont les *caudales* ; elles sont toutes à peu près identiques ; elles possèdent toutes une pleurapophyse unique, horizontale et perpendiculaire à l'axe du corps : ces pièces appendiculaires sont aplaties et présentent dans leur longueur un sillon peu marqué sur chaque face, toutes présentent à leur base un trou fort net qui correspond précisément au fond des deux sillons : c'est le *foramen transverse* des auteurs. Enfin ces vertèbres possèdent des *hæmapophyses* très longues fixées à l'arrière du corps et sensiblement fuyantes ; par leurs extrémités inférieures, elles s'affrontent sous un angle de 60 degrés, et se soudent en un V parfait.

Comme chez les Ophidiens, les pleurapophyses bifurquées forment un *nebenthorax* qui protège un cœur lymphatique, et comme il y a seulement deux vertèbres possédant de pareilles pièces le cœur doit occuper au maximum trois somites. En réalité il n'en occupe que deux, et rarement il dépasse en avant la première pleurapophyse sacrée : du reste la bifidité de cette pièce est souvent très imparfaite comme nous le verrons.

Le cœur est formé de deux cavités successives occupant chacune un somite et la cloison qui les sépare se trouve au niveau de la

pleurapophyse qui correspond à la deuxième vertèbre sacrée ; l'ensemble rappelle à beaucoup d'égards un cœur sanguin simple ; en effet la chambre postérieure, la plus petite des deux, fonctionne comme une oreillette : c'est un vestibule faiblement contractile recevant la lymphe de divers affluents et possédant des valvules à tous ses orifices pour empêcher tout reflux dans les voies afférentes ; la lymphe n'en peut sortir que pour entrer dans la chambre antérieure par un orifice valvulaire. Assez souvent l'oreillette présente une forme tronc-conique ; sa partie étroite commence à la pointe de la première pleurapophyse caudale, et la cavité s'élargit progressivement jusqu'au fond du ventricule c'est-à-dire jusqu'à la deuxième pleurapophyse sacrée ; dans sa partie postérieure l'oreillette présente des parois minces directement en contact avec la musculature et elle ne se distingue guère des vaisseaux lymphatiques que par sa grosseur et sa régularité. Dans sa partie antérieure l'oreillette qui se trouve dans le myoseptum horizontal, est entourée par un amas de tissu conjonctif qui représente le myoseptum épaissi ; en outre sa paroi propre s'est renforcée de fibres qui doivent lui donner une contractilité peu énergique.

Le cœur antérieur joue le rôle de ventricule et chasse dans une veine la lymphe qu'il reçoit du cœur postérieur, et celle qui lui arrive par ses propres affluents : ici encore toutes les ouvertures sont munies de valvules ouvrant à l'intérieur : seule, la valvule qui se trouve à l'entrée de la veine permet l'expulsion de la lymphe en s'opposant au reflux du sang dans le ventricule. Celui-ci est toujours entouré de tissu conjonctif et sa paroi propre est formée d'une épaisse couche de fibres musculaires.

Il est à noter que les mouvements de la lymphe y sont provoqués exclusivement par les contractions du cœur et non par les compressions qui pourraient résulter des mouvements généraux de l'animal : les points d'appui du bassin sont tels que le *nebenthorax* paraît ici indéformable au contraire de ce qui se passe chez les Ophidiens.

Au niveau de chaque pleurapophyse le cœur reçoit un affluent par sa face interne et un autre par sa face externe. Les lymphatiques internes sont des diverticules très gros de la cavité générale, et ils se dirigent transversalement pour aborder le cœur, mais chacun d'eux chemine dans un myoseptum transverse et rencontre devant lui la branche inférieure de la pleurapophyse ; il la perfore au passage d'un trou absolument régulier et sensiblement horizontal, et

les cellules cartilagineuses qui bordent ce canal sont aplaties et étirées dans le sens de sa longueur. Au sortir de ce couloir le diverticule se renfle beaucoup, s'applique contre le cœur, et y déverse son contenu par un orifice valvulaire (Planche VII). Il peut y avoir, et il y a en général trois de ces diverticules :

1° Un diverticule correspondant à la deuxième vertèbre sacrée et débouchant à l'arrière du ventricule tout près de la cloison auriculo-ventriculaire ; celui-là ne manque jamais.

2° Un diverticule correspondant à la première vertèbre sacrée et débouchant à la face antérieure du ventricule : cet affluent est presque toujours très développé ; pourtant il manque quelquefois.

3° Un diverticule correspondant à la première vertèbre caudale et débouchant à l'arrière de l'oreillette ; celui-là peut manquer ou présenter une réduction variable, et le calibre de l'oreillette dépend essentiellement de ce point. Nous avons dit que la pleurapophyse de la première caudale était identique aux suivantes ; cela n'est pas tout à fait exact ; elle est légèrement inclinée vers le bas, et son extrémité s'interpose entre le diverticule de la cavité générale et le lymphatique transverse venu de la ligne latérale dont nous allons parler.

L'oreillette est précisément à la pointe de la pleurapophyse, il en résulte que parfois le diverticule de la cavité générale n'y peut aboutir et se termine en cul-de-sac. Parfois au contraire il contourne par derrière la pleurapophyse en s'y frayant un sillon sur la face postérieure ; enfin le diverticule peut creuser un véritable canal dans l'axe de la pleurapophyse et aborder franchement l'oreillette par sa face interne. Quand il en est ainsi, la pleurapophyse rappelle beaucoup les pleurapophyses des vertèbres sacrées et même en pareil cas elle peut présenter une légère encoche à son extrémité libre, et l'on est en droit de la considérer comme bifurquée.

Les affluents externes viennent du sinus latéral et malgré leur identité morphologique, ils présentent des aspects très divers. Au niveau de la chambre postérieure, la ligne latérale et son sinus lymphatique se trouvent à leur place ordinaire, comme nous le verrons en étudiant la région caudale, c'est-à-dire au niveau de la chorde dorsale ; et le trajet du lymphatique qui va au cœur est une ligne droite horizontale, ou une courbe peu accusée, comprise dans l'épaisseur du myoseptum horizontal : il aboutit au fond de la chambre

postérieure avec ou sans valvule. Au niveau de la chambre antérieure les dispositions sont tout autres : le sinus, extraordinairement élargi, a glissé vers le bas, au point qu'il se trouve sous le cœur et apparaît comme une sorte de citerne : on serait même tenté de le considérer comme un cœur auxiliaire si ses parois n'étaient complètement dépourvues d'éléments contractiles ; de la citerne au ventricule, la lymphe passe par une ouverture à valvule qui se trouve au coin inférieur et externe du cœur (Planche VII, fig. 5).

La voie efférente est une veine d'assez fort calibre et de médiocre longueur qui circule parallèlement à l'axe du corps ; elle *paraît* naître en général au bord inférieur et interne du cœur et, à deux vertèbres de là, elle se jette dans la branche voisine de la caudale bifurquée (nous sommes maintenant à hauteur du cloaque, et la caudale s'est dédoublée, bien qu'elle soit notablement au-dessus du tube digestif) ; la veine qui résulte de leur union se jette dans le rein, et constitue la veine rénale ou veine de Jacobson : sur son court trajet la veine efférente du cœur reçoit quelques vaisseaux assez petits, et en outre, une grosse veine qui se termine presque en cul-de-sac au voisinage de la peau ; l'aspect de cette dernière, ses rapports avec le bassin rudimentaire la désignent suffisamment comme la veine iliaque : si nous observons que parfois la veine efférente est prolongée vers l'arrière par une veine très petite qui file plus ou moins loin dans la queue, on ne peut méconnaître son identité avec la cardinale des Ophidiens ; nous pouvons donc dire que chez l'Orvet le cœur lymphatique envoie son contenu dans la cardinale, et par elle, dans la veine rénale, en sorte que, à cet égard, tout se passe comme chez les Ophidiens.

Quant au mode de connexion entre le cœur et la veine, c'est celui que nous avons décrit précédemment : la veine vient buter perpendiculairement contre la face inférieure du cœur et celle-ci se prolonge en une sorte d'entonnoir très aigu dans la lumière du vaisseau.

En comparant cet appareil au cœur lymphatique des Ophidiens précédemment étudiés, nous relevons quelques différences plus apparentes que profondes : ces cœurs sont de longueur très inégale puisque l'un occupe deux somites seulement alors que l'autre en occupe cinq ou même davantage ; les chambres dont ils sont formés présentent dans les deux cas une certaine autonomie, mais les traits de cette indépendance diffèrent de l'un à l'autre type : chez l'Orvet les deux chambres sont séparées par une cloison, mais si cette

cloison n'existe pas dans les Ophidiens, toutes ou presque toutes les chambres possèdent leur veine efférente, alors que la chambre postérieure est réduite chez l'Orvet au rôle de simple satellite, et fonctionne comme une oreillette par l'absence de veine efférente.

Comparons maintenant dans les deux types, les affluents lymphatiques qui se jettent dans chaque chambre : pour les Ophidiens comme pour l'Orvet il existe à chaque somite un affluent externe issu du sinus de la ligne latérale ; et dans un cas comme dans l'autre, cet affluent se trouve dans le myoseptum horizontal, au niveau de la pleurapophyse ; en d'autres termes ce lymphatique circule à l'intersection du septum transverse et du septum horizontal, pour se jeter à la *limite postérieure* de la chambre correspondante.

Pour les diverticules de la cavité générale nous trouvons immédiatement de grosses différences entre les deux types, et l'on pourrait les croire irréductibles : chez les Ophidiens il y a *deux* diverticules assez voisins du reste, et placés l'un à la face antérieure, l'autre à la face postérieure de la pleurapophyse (plus exactement, de sa branche inférieure). Chez l'Orvet *un seul* diverticule, et celui-là perfore la branche inférieure de la pleurapophyse pour arriver au cœur. Nous constatons ainsi dans les deux cas, une intime connexion entre les diverticules et la pleurapophyse, ces appareils étant tous placés dans l'intersection épaissie et diffuse du septum transverse et du septum horizontal, et les deux dispositions peuvent être ramenées l'une à l'autre de la façon suivante. *La pleurapophyse et « le » diverticule de la cavité générale se croisent et se coupent forcément. Pour l'Orvet le diverticule perfore la pleurapophyse et c'est l'inverse qui s'est produit chez les Ophidiens, la pleurapophyse perfore « le » diverticule qui se trouve ainsi dédoublé.*

Pourquoi cette différence ? la pleurapophyse est d'origine double comme nous l'avons montré, et des traces indéniables de cette origine sont encore perceptibles pour celles de l'Orvet ; mais à une époque plus ou moins ancienne, les moitiés de la vertèbre et aussi les moitiés de la pleurapophyse ont contracté une solidarité complète : cette soudure était déjà un fait accompli pour les ancêtres des Ophidiens, à l'époque où le cœur lymphatique s'est ébauché avec ses rapports actuels ; tandis que chez les Sauriens où la soudure est visiblement plus récente, les branches de la pleurapophyse se trouvaient encore écartées au moment où sont apparus les diverticules lymphatiques de la cavité générale ; ils ont ainsi trouvé

passage, et se sont maintenus dans leur situation primitive.

Nous n'avons rencontré jusqu'ici aucune différence profonde entre les deux appareils : ce sont des variétés analogues d'un même organe, et les dissemblances même peuvent nous éclairer sur ses dispositions primitives :

A. Les diverses chambres du cœur présentaient une véritable indépendance, et toutes étaient équivalentes ; elles étaient toutes pourvues de leur veine efférente comme chez les Ophidiens actuels, et toutes séparées par une cloison comme chez l'Orvet ; du reste cette cloison a persisté dans certains cas chez les Ophidiens entre la chambre postérieure (oreillette de WEBER) et les autres ; la présence d'une veine efférente pour chaque cœur partiel, assurait sans doute l'autonomie et les cloisons interposées ne devaient pas présenter de valvules.

B. La coalescence et la subordination actuelles des chambres successives, doivent être considérées comme une étape avancée dans une série de concentrations ; les cœurs primitifs devraient être plus nombreux que les chambres actuelles, et c'est pour cela que le nombre de ces dernières présente encore une variabilité considérable dans l'ordre des Ophidiens, et même dans l'étendue d'une espèce quelconque (1). La condensation porte aussi sur le nombre des veines efférentes puisque les chambres extrêmes peuvent perdre leur veine d'une façon complète ou partielle.

Nous montrerons tout à l'heure qu'il devait y avoir primitivement une paire de cœurs par segments *dans toute l'étendue de la queue* ; mais certains d'entre eux, ceux de la région sacrée, se sont hypertrophiés à raison sans doute de leur position même, tandis que les autres moins bien situés subissaient une réduction corrélative.

C. Il est facile de retrouver la position ancienne des cœurs lymphatiques ; leurs affluents n'ont pas pu se déplacer et ils ont dû se trouver de tout temps là où nous les voyons encore c'est-à-dire à l'intersection du septum horizontal et des septa transverses. En particulier le diverticule de la cavité générale chez l'Orvet est immuablement fixé puisqu'il traverse la pleurapophyse, par un

(1) Il nous est arrivé de rencontrer sur un embryon d'Orvet une cavité de taille médiocre *en avant* du ventricule et ouvrant dans le ventricule ; peut-être faut-il y voir une chambre supplémentaire et rudimentaire du cœur.

trou aussi ancien qu'elle. Donc les cœurs lymphatiques se trouvaient autrefois à la pointe des pleurapophyses.

Examinons la disposition de l'appareil lymphatique et ses rapports avec le squelette dans la région caudale proprement dite, c'est-à-dire en arrière des cœurs lymphatiques que nous venons d'étudier.

Les arcades hœmales de l'Orvet, et le centre vertébral, circonscrivent un triangle curviligne, dont le centre est occupé par l'aorte : l'angle inférieur contient la veine caudale, les angles supérieurs sont occupés par deux cavités symétriques indépendantes l'une de l'autre ; au même endroit, nous avons trouvé chez les Ophidiens des sinus longitudinaux ininterrompus, continués dans le tronc par la cavité générale et représentant la portion caudale de celle-ci ; ici les cavités représentent encore le cœlome, et sont encore en relation avec l'appareil lymphatique ; mais elles ne forment plus des sinus ininterrompus ; ce sont des sacs pairs disposés métamériquement et se touchant par leurs extrémités au niveau des hœmapophyses ; c'est bien la disposition primitive du cœlome. Qu'il renferme de la lymphe sur le vivant, cela n'est guère douteux ; pourtant nous ne l'avons pas vérifié directement ; on ne voit pas de communication, même valvulaire entre les sacs successifs, et la lymphe n'y peut circuler, mais il est probable qu'elle afflue par transsudation des tissus voisins, et spécialement des vaisseaux. Entre la musculature ventrale et le système de cavités protégées par les arcades hœmales, se trouvent deux gros cordons de tissus adipeux qui sont interrompus métamériquement sur le passage du myoseptum transverse.

D'autre part il règne tout le long de la queue un sinus lymphatique logé dans la ligne latérale, c'est-à-dire au bord du myoseptum horizontal ; or ce sinus est relié à chacun des sacs constituant la cavité générale ; les rameaux communicants suivent une direction horizontale et transversale au niveau de chaque pleurapophyse ; ils suivent donc l'intersection des septa horizontal et transversal, et la face inférieure de la pleurapophyse. Nous avons vu que chez l'Orvet cette pleurapophyse présente à ses faces inférieure et supérieure un sillon ; c'est là, dans le sillon inférieur, que vient se loger l'émissaire transversal.

Par le foramen transverse, il reçoit un lymphatique qui descend des régions dorsales, le long de l'arcade neurale.

Finalement notre sinus transverse vient se jeter dans la cavité générale, ou plutôt, dans un diverticule ascendant de cette cavité, et

l'abouchement ne se fait pas d'une façon quelconque, mais par un orifice valvulaire qui interdit tout reflux de la lymphe; ainsi la cavité générale sert de réservoir au liquide, mais comme celui-ci ne peut s'y accumuler indéfiniment, il doit exister quelque point de sortie; nous avons longtemps cherché s'il n'existait pas certains émissaires entre la cavité générale et la veine caudale qui passe au-dessous, mais nos prévisions étaient fausses et il n'existe rien de semblable. Nous croyons *sans en avoir la preuve directe* que les échanges se font en un autre point. La veine caudale envoie métamériquement vers le haut une paire de rameaux qui suivent la face externe de la cavité générale; chacune de ces veines vient s'appliquer contre le vestibule par où la cavité générale reçoit le sinus lymphatique transverse; elle envoie de ce point une petite veine sous-vertébrale à sa symétrique, et une autre petite veine vers la musculature dorsale.

C'est donc un véritable carrefour veineux qui se trouve ainsi appliqué sur le vestibule lymphatique; c'est en ce point, croyons-nous, que doit se faire la communication entre l'appareil lymphatique et l'appareil vasculaire, si elle existe. Nous devons avouer que son existence demeure incertaine malgré les recherches très longues que nous avons faites à ce sujet, malgré le nombre et la variété des coupes que nous avons examinées pour élucider la question; très souvent nous avons constaté des apparences comme celles que nous reproduisons ici (fig. 15): elles peuvent être interprétées soit comme

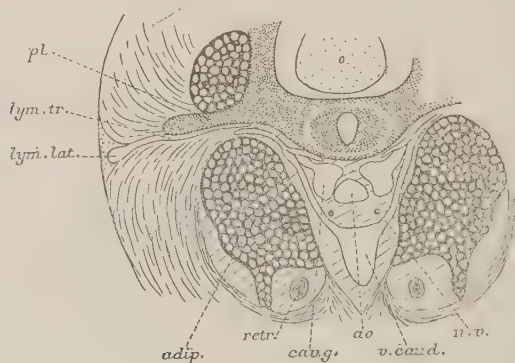


FIG. 15. — *Anguis fragilis*: *pl.* pleurapophyse; *lym.lat.* sinus lymphatique latéral; *lym.tr.* lymphatique transverse; *cav.g.* cavité générale; *v.caud.* veine caudale; *n.v.* nerfs viscéraux; *retr.* muscles rétracteurs des pénis; *adip.* masses de tissu adipeux.

une pénétration valvulaire d'un diverticule lymphatique dans un vaisseau, soit comme un simple cul-de-sac lymphatique contourné par un vaisseau. Dans la première hypothèse le vestibule de la cavité générale devrait être considéré comme un cœur lymphatique rudimentaire, et nous pourrions dire qu'il existe chez l'Orvet comme chez les Urodèles étudiés par WELIKY une paire de cœurs lymphatiques rudimentaires dans chacun des segments de la queue; seulement ici ils occuperaient une situation médiane, et seraient en rapport avec la veine caudale, tandis que chez les Urodèles ils sont superficiels et déversent leur contenu dans la veine latérale.

Ces différences sont assez faibles car en serrant les choses de plus près, il semble que dans les deux cas le cœur est constitué par la rencontre de deux lymphatiques dirigés l'un vers l'autre et partant, l'un de la cavité générale, l'autre du sinus latéral. Ces deux cavités se rencontrent en un point quelconque du trajet c'est-à-dire dans l'intersection des septa intermusculaires; or le septum transverse est parcouru par des vaisseaux transversaux qui relient les grandes veines longitudinales (caudale, cardinales, latérales) et les connexions s'établissent facilement entre les deux systèmes superposés.

En résumé il y a dans la queue un système lymphatique placé dans le myoseptum horizontal et *au-dessous* de la pleurapophyse; au niveau de la première vertèbre caudale et des vertèbres sacrées les pleurapophyses s'abaissent par rapport au plan lymphatique, et les cœurs très développés sont *à hauteur* même des pleurapophyses; à la première vertèbre sacrée on observe une tendance marquée du cœur lymphatique à passer *par dessus* la pleurapophyse.

Chez les Ophidiens nous avons relevé des traces plus vagues de connexions entre l'appareil circulatoire et l'appareil lymphatique de la queue: dans chaque intersection du myoseptum horizontal avec les myosepta transverses, on trouve un lymphatique allant du sinus latéral à la cavité générale. Ce sinus transverse passe au voisinage immédiat de la veine qui réunit la cardinale au sinus veineux intrarachidien: ainsi le *même lymphatique* et la *même veine* qui dans la région sacrée constituent le cœur lymphatique se retrouvent jusque dans la queue à la *même place*: il ne paraît y avoir entre eux aucune communication; mais il suffirait d'une modification insignifiante pour créer en ce point un cœur lymphatique, et ce cœur serait identique à ceux que nous avons étudiés; l'hypertrophie

certaine des cœurs antérieurs semble indiquer l'atrophie des cœurs postérieurs qui auraient existé métamériquement tout le long de la queue, et ces cœurs ne pouvaient être qu'aux points en question.

Les lymphapophyses peuvent présenter des variations assez étendues, et très intéressantes. Nous les examinerons en discutant les homologues des pièces.

§ V.

DISCUSSION DES HOMOLOGIES.

En résumant les travaux publiés sur les côtes et les pleurapophyses lymphatiques, nous avons indiqué sommairement les diverses théories que les auteurs ont invoquées pour expliquer les dispositions singulières de ces pièces. Nous allons en faire l'examen critique à l'aide des faits recueillis dans nos recherches.

On peut grouper ainsi les interprétations proposées :

A. — La branche inférieure représente la côte proprement dite, et la branche supérieure résulte du développement exagéré d'un petit tubercule que l'on observe fréquemment sur la tête des côtes. (MECKEL, D'ALTON, RATHKE).

B. — La branche supérieure représente la côte, et la branche inférieure est constituée par l'exagération d'un petit tubercule ou d'une apophyse, porté par la vertèbre, et situé sous l'apophyse costale (OWEN, DE ROCHEBRUNE).

C. — La branche supérieure est une néoformation qu'on ne peut homologuer à aucune pièce du squelette normal, et qui est apparue soit comme une excroissance de la côte, soit comme une pièce libre secondairement soudée à la côte (OTTO SALLE).

D. — La branche supérieure et la branche inférieure représentent respectivement la branche antérieure et la branche postérieure des pleurapophyses caudales, et leur ensemble représente par conséquent la côte normale du tronc (HYRTL, COPE, GÖTTE).

E. — La branche supérieure représente la pleurapophyse caudale, la branche inférieure étant homologue de l'hœmapophyse caudale ; leur ensemble serait homologue à une côte bicapitale, c'est-à-dire à

la côte des *Squamata* si l'on admet que celle-ci est originairement bicipitale (RATHKE, DOLLO).

F. — Certains auteurs ne donnent aucune interprétation et leur silence permet de les grouper avec ceux qui croient à la bifidité accidentelle d'une côte homologue à celle du tronc, ou d'une pleurapophyse homologue aux pleurapophyses normales de la queue (CUVIER, PANIZZA, WEBER, OTTO SALLE).

Nous posons tout d'abord en fait que l'accident qui nous occupe doit être expliqué de la même façon pour les Ophidiens, et pour les Sauriens rampants. Les dispositions des régions homologues dans l'un et l'autre types présentent trop de ressemblance, leur connexité avec l'appareil lymphatique sont trop analogues dans les deux cas, les systèmes lymphatiques sont trop visiblement identiques, pour que l'on puisse faire état d'une hypothèse qui expliquerait l'anomalie d'un ordre sans expliquer l'anomalie semblable de l'autre ordre ; il nous arrivera donc de combattre une explication donnée pour les Ophidiens par le seul fait qu'elle est inapplicable aux Anguidiens et inversement.

En outre nous opposerons aux hypothèses proposées pour un groupe, des faits empruntés à l'étude même du groupe, et ce sera une justification à posteriori du principe que nous venons d'invoquer.

Les deux premières interprétations (A et B) ne résistent pas à l'examen des faits ; elles supposent toutes deux une participation des parties centrales à un accident qui porte exclusivement sur la partie distale ou latérale du squelette : chez la Vipère ou la Couleuvre, la tête de la côte bifurquée est de tous points identique à la tête des dernières côtes normales, et même, la partie qui fait suite à la tête, ce que nous pourrions appeler le col de la côte, est visiblement identique, aux côtes normales et aux côtes bifides. Le tubercule auquel certains auteurs ont fait allusion est une saillie sans importance, simple insertion musculaire qui n'existe pas toujours, et qui manque en particulier aux vertèbres lombaires des types que nous avons examinés ; si elle s'était hypertrophiée, les deux branches de la côte seraient séparées jusqu'au voisinage immédiat de la vertèbre, et réunies seulement par la face articulaire de la côte : enfin OTTO SALLE a fait remarquer qu'en pareil cas il faudrait encore imaginer une torsion de tout l'appareil, attendu que le tubercule en question se trouve, quand il existe, dirigé vers l'arrière, (c'est en fait

le point d'insertion d'un muscle qui tire la côte vers l'arrière) tandis que la branche supérieure des pièces bifurquées, est généralement dirigée vers l'avant.

L'hypothèse de ROCHEBRUNE repose visiblement sur l'examen d'une pièce anormale ou accidentellement fracturée. Nous n'avons jamais rencontré la branche supérieure isolée du reste de la pièce. OTTO SALLE qui a examiné un très grand nombre de squelettes appartenant aux types les plus variés n'a jamais rien vu de pareil ; DE ROCHEBRUNE lui-même n'en a rencontré qu'un cas (et d'un seul côté) sur les multiples échantillons qu'il a étudiés. Il est encore moins permis de considérer la partie inférieure comme l'exagération d'une apophyse : 1° parce que cette apophyse n'a pas d'existence réelle : elle est seulement le rebord inférieur de la pleurapophyse unique ; 2° la pièce bifurquée *tout entière* est isolée de la vertèbre au dernier segment lombaire. Il n'y a donc aucune participation du corps vertébral à cette pièce. Par raison d'analogie on doit forcément conclure de même pour les pièces bifurquées appartenant aux vertèbres sacrées ou caudales. L'erreur de ROCHEBRUNE s'explique par cette circonstance qu'il a constamment méconnu l'existence des *côtes* bifurquées avec articulation normale à la vertèbre. L'erreur des auteurs anciens (A) se comprend beaucoup mieux car les pleurapophyses caudales des Serpents rappellent complètement par leur forme et leur position la branche inférieure des pleurapophyses bifurquées, et l'on passe par des transitions ménagées des unes aux autres. En effet les dernières fourches du *neubenthorax* ont rarement l'aspect d'un anneau ; leur branche inférieure est souvent recourbée vers le bas de la même façon que les pleurapophyses simples des vertèbres suivantes, et l'on serait fortement tenté de considérer comme des pleurapophyses normales auxquelles se serait ajoutée, par hypertrophie ou par néoformation, une branche supérieure.

L'étude embryogénique des pièces bifurquées est très défavorable à la troisième hypothèse, et rien n'autorise à considérer l'une ou l'autre branche comme une néoformation ; on aurait pu le croire en se reportant au travail de RATHKE, car il lui a semblé que « les côtes et les pleurapophyses en question apparaissent tout d'abord de la même façon que les autres, c'est-à-dire comme des cordons simples ; mais ensuite il apparaît à leur bord supérieur une excroissance qui s'allonge plus ou moins, prend la forme d'un cordon, et pousse vers

l'extérieur son extrémité libre». SALLE conteste cette description et nous sommes en parfait accord avec lui ; dès le stade le plus précoce, les deux branches sont identiques, et la différenciation continue parallèlement en sorte que les deux pièces paraissent contemporaines, et elles sont toujours solidaires.

Un autre argument réfute à la fois les trois premières hypothèses : il est emprunté à l'anatomie des Anguidiens. Si l'on admet que l'une des branches soit primitive, et représentative de la côte, à l'exclusion de l'autre, c'est évidemment celle qui sert de point d'appui à la ceinture ; on ne peut admettre que celle-ci ait quitté les côtes sacrées pour aller reposer sur une pièce formée secondairement et formée selon toute apparence au moment où disparaissaient les pattes. Or la ceinture de l'Orvet est une baguette oblique *qui s'appuie sur la branche INFÉRIEURE de la pleurapophyse à la première vertèbre sacrée, et sur la branche SUPÉRIEURE de la pleurapophyse à la deuxième vertèbre sacrée*. Ainsi la branche inférieure de l'une représente la côte sacrée, au même titre que la branche supérieure de l'autre. Nous rappelons en passant que le rudiment squelettique des membres chez les Ophidiens s'appuie toujours à la branche inférieure de la première pleurapophyse bifurquée, et cette branche doit être considérée comme primitive en vertu du raisonnement précédent.

Nous ne pouvons plus dès lors conserver qu'un groupe d'hypothèses, celles qui admettent la bifurcation distale d'une côte ou pleurapophyse primitivement normale.

L'explication de GÖTTE et celle de DOLLO paraissent bien distinctes au premier abord ; pourtant, elles ont des points communs ; tous deux admettent que les branches sont primitives, qu'elles correspondent à deux éléments primitifs homologues aux côtes des Poissons comme l'avait imaginé RATHKE. Tous deux reconnaissent aussi que ces éléments peuvent se retrouver accolés ou soudés en une pièce unique comme la côte bicapitale des Batraciens ou mêmes celles des Reptiles. Seulement, DOLLO estime que dans la queue l'une de ces pièces devient l'hœmapophyse tandis que GÖTTE les retrouve toutes deux dans la pleurapophyse. Dans ce désaccord toutes les apparences sont contre DOLLO puisque la branche inférieure des lymphapophyses ne ressemble pas du tout aux hœmapophyses, mais ressemble infiniment aux pleurapophyses des vertèbres suivantes, puisque la pièce bifurquée et les hœmapophyses coexistent à certaines

vertèbres, aussi bien chez les Orvets que chez certains Serpents, puisque les hœmapophyses coexistent dans la queue des Sauriens (Anguidiens compris) avec des pleurapophyses doubles. Nous ne pouvons donc accepter l'hypothèse de DOLLO que dans la mesure où elle concorde avec celle de GÖTTE : elle avait pourtant l'avantage de la simplicité et fournissait une décomposition élémentaire de la colonne vertébrale sans intervention des cœurs lymphatiques d'après DOLLO les éléments de la côte seraient *superposés et soudés* dans le tronc, *superposés et distincts* dans la queue (région lymphatique comprise). Si nous admettons l'hypothèse de GÖTTE pour la queue nous arrivons à une notion plus complexe et plus exacte des régions : les éléments de la côte sont *superposés et soudés* dans le tronc, *superposés et distincts* dans la région des cœurs lymphatiques, *successifs et soudés* dans la région caudale. Cette conception met en évidence une torsion de l'appareil costal : c'est un point que nous avons examiné dans un travail récent ; et pour cela nous avons étudié non pas le squelette des Ophidiens, peu convenable à cet égard, mais le squelette des Sauriens, où le cœur lymphatique ne vient pas troubler au même point les dispositions primitives ; nous avons admis entre autres conclusions que les pleurapophyses caudales avec leur double ébauche étaient homologues à une côte de Batracien : or celle-ci représente pour nous le prototype des côtes de Reptiles ; des pleurapophyses caudales aux côtes, il n'existe qu'une différence, la rotation ou torsion qui se fait aux environs du cloaque.

Nous sommes donc sur ce point d'accord avec GÖTTE : *les deux branches, qui se juxtaposent au même niveau et se soudent, dans la région caudale, peuvent être et doivent être superposées dans la région cloacale, c'est-à-dire au niveau du cœur lymphatique.*

Pouvons-nous dire qu'elles correspondent aux deux branches des lymphapophyses ?

GÖTTE l'a admis pour deux raisons : 1° chez l'Orvet les deux branches ne sont pas rigoureusement superposées : la branche inférieure se trouve notablement en arrière de la branche supérieure et paraît ainsi correspondre à l'ébauche postérieure des pleurapophyses caudales ; 2° il n'a plus retrouvé à la racine le foramen transverse, et dès lors il a donné ce nom à l'intervalle même des deux branches, à l'enfourchure où se loge le cœur lymphatique.

Mais nous pouvons soulever à priori une objection théorique ; si

les deux branches d'une lymphapophyse correspondent strictement aux deux branches d'une pleurapophyse, il nous faut admettre l'un des termes du dilemme suivant :

α) Les deux branches primitivement distinctes, sont toujours demeurées distinctes ;

β) Ou bien les deux branches primitivement distinctes, se sont soudées (comme dans la queue et dans le tronc) et se sont plus tard disjointes à nouveau.

Le premier terme est inadmissible ; nul Reptile inférieur, nul Batracien vivant ou fossile ne nous présente en cette région les deux pièces disjointes ; les Anguidiens en particulier dérivent à coup sûr de types quadrupèdes voisins des Varanidés (BOULENGER [1]), où les deux branches sont peu ou pas distinctes. De plus on constate, sur toute la longueur de la queue, que les ébauches sont demeurées distinctes à leur racine alors que leurs portions distales venaient se souder ; il est bien certain qu'à fortiori ces racines seraient demeurées indépendantes aux vertèbres sacrées, si en ce point les parties distales étaient restées libres.

Le second terme n'est pas plus vraisemblable ; il implique une rigoureuse inversion de l'évolution qui paraît fort extraordinaire ; le nebenthorax s'est formé dans la région des cœurs lymphatiques ; il est rigoureusement subordonné à l'étendue de ces derniers ; les bifurcations sont plus ou moins nettes suivant que le cœur est superficiel ou profond ; on ne saurait donc admettre que la bifurcation actuelle coïncide avec la bifurcation primitive.

En fait nous montrerons qu'elles sont tout à fait distinctes ; le cœur lymphatique se forme avant la différenciation du cartilage, et sans rencontrer de résistance, il refoule, découpe ou supprime les ébauches précartilagineuses du squelette. Ainsi, les branches des lymphapophyses n'ont pas de rapport, sauf accident, avec les éléments primitifs.

Réfutons le premier argument de GÖTTE. Les deux pièces des lymphapophyses ne peuvent être qualifiées d'*antérieure* et *postérieure* ; en effet, chez les Ophidiens, on peut constater que la pièce supérieure est tantôt en avant, tantôt en arrière de l'autre : en général les branches supérieures sont parallèles entre elles et régulièrement espacées ; au contraire les branches inférieures

convergent sensiblement ; à la vertèbre moyenne les deux branches se trouvent correctement superposées, aux vertèbres précédentes les branches inférieures sont un peu en arrière de leurs correspondantes ; aux vertèbres qui suivent les branches inférieures se trouvent un peu en avant des supérieures correspondantes. La superposition est encore plus nette à l'arrière du neubenthorax ; celui-ci est suivi, nous l'avons vu, de pleurapophyses qui présentent une faible trace de division ; ces pièces ont la taille, la forme et la direction des pleurapophyses normales, mais elles portent à leur bord supérieur une saillie plus ou moins marquée et dirigée vers l'extérieur : cette saillie représente visiblement une branche supérieure rudimentaire (c'est même pour cela que les anciens auteurs considéraient les lymphapophyses inférieures seules comme homologues des pleurapophyses caudales) ; or, à mesure qu'on s'éloigne vers l'arrière, les tubercules sont de moins en moins marqués, de plus en plus éloignés du corps vertébral, mais ils sont toujours sur le bord supérieur de la pleurapophyse et nullement à l'avant ou à l'arrière.

Chez l'Orvet les deux branches sont superposées dans un plan oblique ; mais cette obliquité, qui a frappé GÖTTE, nous paraît sans importance. Il arrive parfois à la première vertèbre sacrée, que les *bords antérieurs* des deux branches sont réunis entre eux par une lamelle cartilagineuse ou osseuse. Bien mieux, quand le cœur lymphatique est un peu plus court que d'habitude, la première pleurapophyse sacrée peut être *pleine*, identique aux pleurapophyses caudales à cela près qu'elle est bien plus massive ; en pareil cas, l'avant du cœur vient buter contre cette pièce et se loger dans une fossette à sa face postérieure ; c'est donc seulement sur cette face postérieure qu'on peut distinguer une branche supérieure et une branche inférieure. (Cette disposition n'est en somme que l'exagération de la précédente).

Les choses peuvent aller plus loin quand le cœur se trouve au-dessus de sa position normale par rapport au squelette ; la première pleurapophyse sacrée n'offre aucune trace de bifidité ; elle est seulement excavée sur son bord postéro-supérieur, d'une fossette où repose l'avant du cœur ; ici on ne peut parler de branches antérieure ou postérieure, ni même de lymphapophyse supérieure et inférieure. Ces malformations si fréquentes laissent bien l'impression d'une pièce unique qui a été rescindée sur le passage du cœur lymphatique, quel que soit l'endroit où ce cœur a passé.

Chez les Ophidiens il n'existe pas de foramen transverse aux pleurapophyses caudales ; il est donc très difficile de leur homologuer l'intervalle énorme qui sépare les deux branches d'une lymphapophyse, et la façon dont les lymphapophyses disparaissent par rudimentation de leur branche supérieure, exclut totalement cette hypothèse.

Mais nous pouvons invoquer un argument plus frappant encore. Quoi qu'en ait dit GÖTTE, on trouve chez l'Orvet un foramen transverse à la base des lymphapophyses inférieures : il est seulement un peu dévié de sa direction normale parce qu'il livre passage à un diverticule de la cavité générale. *Cette branche inférieure possède donc deux racines au même titre que les pleurapophyses caudales ;* il y a deux éléments distincts à sa base, et vraisemblablement aussi à sa partie distale. Le foramen existe virtuellement à la base de la branche supérieure, mais son calibre est nul ; néanmoins les cellules ont conservé sur son trajet la disposition caractéristique d'un revêtement.

Ainsi, l'hiatus des lymphapophyses est distinct du foramen transverse avec lequel il coexiste ; on en peut donner d'autres preuves : la première pleurapophyse caudale, celle qui correspond à l'arrière du cœur, présente toujours un foramen transverse ; elle peut être absolument normale, et dans ce cas, sa face postérieure ou son bord inférieur est suivi par le lymphatique habituel. Mais on y remarque parfois un canal qui part du foramen transverse à mi-hauteur, qui perfore la pièce sur toute sa longueur et vient déboucher à son extrémité distale : il y passe un lymphatique venu de la cavité générale et aboutissant à l'arrière du cœur ; ce canal est bien distinct comme on le voit du foramen transverse ; il représente à l'état rudimentaire l'hiatus qui sépare les branches d'une lymphapophyse parfaite : s'il s'élargissait verticalement il couperait la pleurapophyse en deux branches successives qui correspondraient *sensiblement mais non rigoureusement*, aux deux éléments primitifs de la pleurapophyse, et l'hypothèse de GÖTTE serait sensiblement exacte ; s'il s'élargissait horizontalement, il diviserait la pleurapophyse en deux branches superposées et chacune d'elles contiendrait moitié de la pleurapophyse antérieure, moitié de la pleurapophyse postérieure.

Or c'est là ce qui s'est produit ; il arrive parfois que le canal s'évase à la pointe de la pleurapophyse et toujours il s'étale horizon-

talement ; l'encoche isole deux pointes superposées, et l'inférieure s'allonge quelquefois en crochet sous le cœur lymphatique. Enfin il peut arriver que le canal s'élargisse horizontalement sur toute ou partie de sa longueur, et l'on a deux branches parallèles correctement superposées, ayant une partie commune plus ou moins longue, cette partie commune restant traversée verticalement par un foramen transverse virtuel.

Dans tous les cas la subdivision est subordonnée d'une façon très nette à la position du cœur lymphatique et de ses annexes : le cœur est placé dans un plan mésenchymateux horizontal qui représente le myoseptum horizontal épaissi ; cette bande mésenchymateuse part de la ligne latérale et s'enfonce vers l'intérieur ; en arrière elle est relativement mince, n'atteint pas les pleurapophyses et ne les modifie pas, mais elle s'élargit progressivement et vient heurter les pleurapophyses, alors celles-ci se subdivisent aussi loin que s'étend la bande mésenchymateuse : il va sans dire que ces fissures faites par un plan sécant horizontal, donnent toujours deux branches superposées.

Nous arrivons ainsi aux conclusions suivantes :

La lymphapophyse tout entière (avec ses deux branches) est l'homologue d'une côte rachidienne ou d'une pleurapophyse caudale : elle ne contient aucune néoformation. Elle se trouve accidentellement déformée ou bifurquée par le cœur lymphatique et ses annexes qui la refoulent ; ses deux branches n'ont aucune individualité primitive, et notamment, elles n'ont aucun rapport d'homologie avec les éléments constitutifs d'une pleurapophyse ou d'une côte à double ébauche.

Il conviendrait maintenant d'expliquer pourquoi les cœurs lymphatiques se sont hypertrophiés dans la région sacrée des formes rampantes, au point de défigurer le squelette, alors que chez les Sauriens quadrupèdes, celui-ci ne paraît nullement modifié par l'appareil lymphatique. Il est possible que la disparition des pattes ait favorisé le développement de ces organes, en leur laissant le champ libre ; mais il y a une autre explication possible ; nous avons signalé pour la Couleuvre et pour l'Orvet un fait curieux : les chambres postérieures du cœur lymphatique reçoivent des

émissaires *horizontaux* venus du sinus de la ligne latérale ; mais au niveau de la chambre antérieure, la ligne latérale devient indistincte ; le tissu cellulaire sous-dermique se creuse en tous sens de lacunes lymphatiques, et finalement celles-ci se déversent en une citerne placée au-dessous et en dehors du cœur ; la citerne en question communique avec la chambre antérieure du cœur et aussi avec la cavité générale, enfin elle se continue en avant par un sinus latéral ; il semble donc que la ligne latérale ait glissé dans le corps au-dessous du niveau qu'elle avait dans la queue. Ainsi la ligne latérale présente au niveau du cloaque un accident ; on saisit immédiatement les raisons possibles d'une pareille discontinuité : ou bien la ligne latérale de la queue n'est pas la même que celle du tronc, ou bien il y a eu déplacement. La première hypothèse est fort admissible car SAPPEY a montré que chez les poissons il existe fréquemment *deux* sinus lymphatiques latéraux, desquels l'un peut avoir persisté dans le tronc et l'autre dans la queue ; la deuxième hypothèse se justifie aussi facilement : la disparition des viscères dans la queue et l'augmentation relative de la musculature ventrale a fait remonter la ligne latérale. Entre les deux régions il subsiste une plage de transition où le septum horizontal fort épaissi, a permis l'hypertrophie des cœurs lymphatiques et l'étalement des pièces squelettiques.

Il serait curieux à cet égard de reprendre l'étude des côtes bifides chez les Urodèles, et de vérifier si la bifurcation distale n'y est pas liée à quelque particularité de la ligne latérale, ou tout au moins du myoseptum horizontal : les auteurs qui s'en sont occupés sont muets sur ce point.

V.

L'ANNEAU INTERVERTÉBRAL.

Si l'on examine la colonne vertébrale des Batraciens à un stade très jeune, on observe des ébauches vertébrales cartilagineuses enfilées sur la corde et séparées les unes des autres par un intervalle assez grand.

L'espace intervertébral est occupé par un disque, ou mieux par un anneau qui étrangle la chorde d'une façon notable.

Cette pièce subit une évolution variable avec la région que l'on examine : dans le tronc elle s'incorpore simultanément aux deux vertèbres contiguës ; sa partie centrale se soude à la vertèbre précédente, et il en résulte une tête articulaire, là où l'on ne voyait qu'une fossette concave (ébauche amphiœolique de la vertèbre). La partie marginale de l'anneau, se soude au contraire à la vertèbre suivante, et la facette articulaire de celle-ci, précédemment concave, le devient plus encore. Ainsi l'articulation se fait ici entre deux éléments de l'anneau intervertébral.

Dans la queue, le disque demeure entier, et conserve une indépendance relative : il s'accole à l'arrière de la vertèbre précédente, assez faiblement pour en être détaché sans effort.

Ces faits entrevus par CUVIER, signalés à nouveau par DUGÈS, furent étudiés plus tard par GEGENBAUR et divers auteurs, qui étendirent ces conclusions aux Reptiles, et BALFOUR s'exprime ainsi : « in the intervertebral regions the cartilage becomes thickened, as in Amphibia and gradually constricts the Notochord. The cartilage in each of intervertebral regions, soon becomes divided into two parts which form the articular faces of two contiguous vertebæ ».

CUVIER et DUGÈS avaient simplement constaté les faits sans en donner aucune interprétation ; GEGENBAUR ne s'y risque pas davantage, mais il est dominé par une conception abandonnée aujourd'hui. La chorde dorsale est revêtue d'une ou deux couches cellulaires que surmonte le tissu squelettogène ; or on a longtemps attribué à la chorde, ou tout au moins à ses enveloppes un rôle actif dans la formation du squelette ; la limitante externe serait l'assise génératrice d'une couche cartilagineuse, et cette première ébauche squelettique, très ancienne serait doublée par les formations du tissu squelettogène proprement dit.

Le cartilage interne se retrouverait chez *Hatteria* sous forme d'une couche continue ; cette couche s'étend, très mince, sous le corps vertébral osseux ; selon GEGENBAUR elle s'épaissirait dans l'intervalle des vertèbres pour donner l'anneau intervertébral ; on constate les mêmes faits pour les Ascalabotes, à cela près que, chez certains d'entre eux d'après GEGENBAUR, chez tous d'après GÖTTE la couche interne serait interrompue vers le milieu de la vertèbre.

Ainsi compris l'anneau intervertébral serait une pièce squelettique primitive, plus primitive même que le corps vertébral. C'est là l'opinion que GEGENBAUR paraît avoir professée.

Aujourd'hui l'on ne peut plus admettre la participation de la corde au squelette, et si dans l'ébauche précartilagineuse on peut distinguer deux régions concentriques, ce sont des différenciations accidentelles d'un même tissu, ayant une origine unique. L'anneau intervertébral, peut bien s'étendre sous les faces internes de la vertèbre, mais on ne peut le considérer que comme une région du tissu squelettogène, ou comme une différenciation accessoire.

La découverte des Batraciens et Reptiles fossiles, l'étude des vertèbres fragmentaires qui caractérisent certains types vinrent fournir une hypothèse nouvelle ; l'on chercha à retrouver partout les éléments de ces vertèbres fragmentaires, et les auteurs furent à peu près unanimes à considérer le disque intervertébral comme l'homologue d'un hypocentre ou intercentre ; cette opinion soutenue tour à tour par OWEN, LEYDIG, HUXLEY, ALBRECHT, COPE, BAUR, GÖTTE est devenue classique, et on la retrouve maintenant dans tous les traités.

Les arguments qu'on invoque en ce sens sont les suivants : la pièce intervertébrale fait partie du squelette primitif, puisqu'elle apparaît de très bonne heure avec une individualité manifeste, et que d'abord cartilagineuse, elle peut devenir osseuse ; on la rencontre avec une grande généralité chez les Poissons, Batraciens et Reptiles : chez ces derniers, elle est d'autant plus développée qu'on examine des types plus primitifs (*Hatteria*, *Ascalabotes*). Si on la considère comme une partie intégrante et primitive du complexe vertébral, elle ne peut être que l'intercentre, à raison de sa position derrière la vertèbre dont elle dépend, à raison aussi de ses rapports habituels avec les hœmapophyses. Sa forme même dans certains cas, plaide éloquemment en ce sens ; il en est ainsi pour les intercentres de l'*Hatteria* signalés une première fois par AUG. MULLER en 1853, étudiés depuis par ALBRECHT et par BAUR ; ce sont des pièces en forme de quartier d'orange placées au-dessous et à l'arrière des vertèbres sur toute la longueur du cou et du tronc ; elles sont osseuses dans la région cervicale (3^e à 7^e cervicale d'après BAUR) cartilagineuses sur tout le reste ; on a généralement estimé que ce monisque représente la partie inférieure, seule ossifiée, d'un anneau intervertébral complet, demeuré fibreux pour le surplus. Cette interprétation est hypothé-

tique car on n'a pas suivi encore le développement complet du squelette sur *Hatteria* ; mais elle n'est nullement invraisemblable.

Tous ces faits nous ont paru dignes d'attention, et nous avons cherché à les vérifier sur des Ophidiens ; jamais cette tentative n'avait été faite, et nous étions convaincu qu'il y avait à faire là une simple extension d'une notion acquise. Or les *Ophidiens ne présentent jamais, à aucun moment, la moindre trace de cartilage intervertébral* : en revanche on y trouve l'indice très net d'une autre segmentation vertébrale, inconciliable avec les interprétations classiques. Nous fûmes par là conduit à examiner le développement du squelette chez l'Orvet : précisément GÖTTE publiait à ce moment un beau mémoire sur ce sujet ; l'auteur y déclare que l'Orvet est un mauvais type pour l'étude de l'anneau intervertébral, néanmoins il se rallie sans difficulté à l'opinion classique : nous verrons que l'Orvet, pas plus que les Ophidiens, ne possède de cartilage intervertébral ; nous y trouverons en revanche des traces encore plus nettes de segmentation transversale vers le milieu du corps de la vertèbre.

Il devenait nécessaire de revoir les matériaux mêmes qui ont servi aux recherches des auteurs et nous l'avons fait dans la mesure du possible ; nous avons examiné quelques embryons de Gecko et un certain nombre de squelettes appartenant à divers groupes de Sauriens : le temps et les matériaux nous ont manqué pour aller dans cette voie aussi loin que nous l'aurions voulu. Pourtant nous avons pu constater l'exactitude des descriptions classiques en ce qui touche l'anneau intervertébral, sous quelques réserves ; nous avons relevé des omissions et des erreurs notables dans la description du corps vertébral.

Nous allons résumer ici nos observations, et il en découlera une interprétation nouvelle de la vertèbre ; elle présente naturellement un caractère provisoire, et des recherches supplémentaires pourront seules en indiquer la valeur.

Anneau intervertébral.

L'anneau intervertébral quand il existe, n'est par contemporain de l'ébauche vertébrale. Il n'est pas identique à cette ébauche au point de vue histologique, et c'est abusivement qu'on l'a dénommé cartilage : c'est un tissu fibreux ou tout au plus un fibro-cartilage

stratifié. Il ne provient pas des enveloppes de la chorde, et c'est une condensation des tissus qui entourent la chorde (couche squelettogène ou mésenchyme).

Il ne se continue pas sous l'ébauche cartilagineuse ou osseuse du corps vertébral. L'anneau intervertébral n'existe ni chez l'Orvet, ni chez les Ophidiens que nous avons examinés.

Quand il existe, ses rapports avec l'hœmapophyse sont de simple contiguïté, et il n'y a entre les deux tissus aucune continuité histologique.

Quand il disparaît les hœmapophyses persistent : elles sont habituellement, mais non toujours, à l'arrière de la vertèbre.

Corps vertébral.

La vertèbre des Sauriens inférieurs (*Hatteria*, *Ascalabotes*, etc.), présente au moins dans la queue une segmentation transversale, vers le milieu du corps vertébral ou un peu plus en avant de ce point.

Cette segmentation est déjà manifeste dans l'ébauche cartilagineuse ; elle l'est peut-être à un stade bien antérieur, car elle coïncide avec le myoseptum transverse qui lui-même coïncide avec l'espace interprotovertébral.

Elle présente une grande généralité car si on l'observe nettement dans les Sauriens inférieurs, on en retrouve des traces indéniables chez l'Orvet (qui n'a plus d'anneau intervertébral) et même chez les Ophidiens.

Elle est d'autant plus apparente que les types sont plus primitifs.

Même dans ce cas elle paraît en voie de régression car les fragments sont souvent réunis par synchondrose ou synostose : or il est visible que cette soudure est postérieure à la fragmentation complète et constitue un acheminement vers la solidarité complète.

Dans les types où elle est conservée, elle est surtout nette dans la région où l'on retrouve le mieux les caractères ancestraux c'est-à-dire vers le milieu de la queue.

La division du corps vertébral se fait sentir jusque dans le domaine de la chorde, car on y retrouve souvent un amas cartilagineux, à la face interne de la lamelle périostique la plus interne.

On a dit abusivement que la chorde était élargie dans la région

vertébrale et étranglée dans la région intervertébrale : en réalité, elle est dilatée sur le trajet du segment vertébral antérieur, étranglée dans l'étendue du segment vertébral postérieur (et de l'anneau intervertébral quand il existe).

Arcs vertébraux.

La segmentation intéresse les arcs vertébraux.

Les pleurapophyses caudales se trouvent précisément dans le plan de rupture ; elles sont divisées dans toute leur longueur en deux branches dont chacune appartient à un segment vertébral.

Ces branches sont toujours séparées quand les segments vertébraux le sont (elles peuvent même diverger vers l'extérieur). Enfin elles peuvent être soudées mais il subsiste des traces de leur indépendance antérieure, en particulier le foramen transverse qui sépare les deux racines. Ces constatations s'étendent à l'Orvet.

L'arcade neurale est pareillement divisée en deux régions successives, et cela même chez les Ophidiens. Dans la vertèbre cartilagineuse les deux ébauches sont séparées, l'antérieure étant plus précoce et aussi plus complète que la postérieure.

Les deux arcades correspondent respectivement aux deux segments du corps vertébral. Leur séparation est très nette chez l'Orvet même aux vertèbres rachidiennes ; mais elle est transitoire : elle persiste indéfiniment quand les segments vertébraux demeurent eux-mêmes séparés.

En pareil cas, la ligne de raccordement des deux arcades successives peut présenter des complications qui semblent jouer un rôle articulaire.

Conclusions.

Le corps vertébral est fait de deux moitiés distinctes comme les arcs pleuraux ou neuraux, et cela d'une façon très précoce et très générale : la segmentation n'est pas accidentelle, car elle présente une certaine régression qui lui interdit toute fonction actuelle ; elle est accompagnée de modifications importantes dans les organes voisins.

Nous la tiendrons pour primitive.

La vertèbre des Sauriens et des Ophidiens serait donc comparable à une vertèbre fragmentaire du type embolomère, à une vertèbre comme celle d'*Amia* ou de la queue de *Cricotus*; le segment antérieur correspond à une paire de pleurocentres soudés, et le segment postérieur à un intercentre (ou hypocentre).

Dans cette hypothèse l'anneau intervertébral n'appartient plus au complexe vertébral; ce serait un simple organe articulaire, une formation accessoire, ce qui concorde bien avec son aspect histologique, avec son inconstance.

Vertèbre du Gecko.

La pièce intervertébrale observée dans la queue du Gecko apparaît bien comme une masse discoïde ou lenticulaire rappelant le cartilage. Mais il n'est pas certain qu'elle soit contemporaine du corps vertébral, et d'autre part on ne peut l'assimiler à cette pièce au point de vue histologique. Alors que le corps vertébral est déjà cartilagineux, la région intervertébrale est encore purement cellulaire, presque identique aux tissus qui l'entourent; pourtant on constate un aplatissement des cellules avec orientation parallèle aux faces des vertèbres.

Cette disposition doit être purement mécanique et semble résulter d'une compression des tissus. Ultérieurement le disque prend un aspect fibreux: ses cellules s'allongent enroulées autour de la chorde et leurs parois s'épaississent; elles se colorent sensiblement comme le cartilage voisin, mais elles s'en distinguent toujours facilement par leur aspect; nos observations sur ce point sont conformes à celles de GÖTTE et comme lui nous concluons. « GEGENBAUR appelle improprement cartilage le tissu de l'anneau, car on y distingue des fuseaux étirés et des fibres mais non pas des capsules cartilagineuses et de la substance fondamentale: seule la portion la plus interne de l'anneau conserve, particulièrement dans la queue, un aspect cartilagineux ». En parlant de l'anneau intervertébral de l'*Hatteria*, le même auteur indique que cette pièce est formée d'un *fibro-cartilage stratifié*: cette expression nous paraît s'appliquer admirablement au tissu du même anneau tel que nous l'avons observé dans la queue du Gecko.

Ainsi la pièce intervertébrale n'est pas contemporaine de l'ébauche vertébrale, et l'identité histologique est des plus contestables. D'après GÖTTE le disque intervertébral du Crocodile est purement fibreux et il ne s'incorpore jamais aux corps vertébraux.

Les hœmapophyses sont supportées par cette pièce intercalaire, et implantées dans son épaisseur ; mais il est visible qu'elles ont une autre valeur morphologique : entre les deux tissus le contraste est frappant car l'arcade hœmale est faite de véritable cartilage non stratifié : les cellules y sont grossièrement arrondies ou polyédriques, identiques de tous points à celles de la vertèbre, fort différentes de celles qui constituent l'anneau ; nulle transition du reste entre les deux pièces, nulle zone de passage, et visiblement elles n'ont entre elles qu'un rapport de contiguïté : on ne peut songer à une homodynamie qui entraînerait presque à coup sûr l'identité histologique.

D'ailleurs cette contiguïté est presque accidentelle ; les hœmapophyses peuvent occuper des positions très variées, et subsister quand la pièce intervertébrale est absente.

D'autre part, on observe aux vertèbres caudales du Gecko une fracture transversale qui correspond au milieu de leur longueur ; ce fait qui présente chez les Sauriens une grande généralité est connu depuis longtemps : HYRTL, OWEN, COPE sont d'accord sur ce point. Toutes ces observations d'ailleurs ont été faites sur le squelette, et les études embryologiques ont peu contribué à élucider la question.

GEGENBAUR y fait quelques allusions sans en indiquer la portée : le corps osseux est creusé, dit-il, de cavités médullaires, qui présentent une certaine régularité vers le milieu de sa longueur ; ce sont essentiellement deux canaux transverses horizontaux, l'un supérieur et l'autre inférieur, puis deux canaux latéraux montant verticalement d'une face à l'autre. Bref un cadre lacunaire, ou si l'on veut un canal grossièrement annulaire pratiqué dans l'épaisseur de l'os qui lui-même est annulaire.

GÖTTE confirme ces résultats, et signale en outre un sillon transverse sur le fond du canal rachidien, c'est-à-dire une dépression superficielle du corps vertébral. Ces descriptions nous paraissent exactes mais elles présentent de graves oublis ; l'ébauche cartilagineuse est fort lacunaire vers le milieu de sa longueur, et l'on peut dire *ad libitum*, que l'ébauche est interrompue avec travées connectives entre les deux fragments, ou qu'elle est continue avec des

lacunes considérables. En tous cas il ne subsiste aucun doute quand l'ossification paraît. *Les deux moitiés cartilagineuses sont respectivement enrobées dans une couche osseuse ; et les deux couches osseuses s'affrontent sans se fusionner.* Il subsiste entre elles une fissure extrêmement nette que soulignent deux particularités importantes.

D'abord la rupture se trouve précisément au niveau de la pleurapophyse et intéresse celle-ci sur toute sa longueur, ainsi que divers auteurs l'ont déjà remarqué ; et si des Ascalabotes on passe à d'autres Sauriens, on retrouve partout la coïncidence entre les pleurapophyses et le plan de rupture, malgré la position variable des premières : partout les pleurapophyses sont formées de deux ébauches juxtaposées appartenant respectivement aux deux fragments de la vertèbre ; ces deux ébauches peuvent être du reste plus ou moins soudées, et pratiquement elles le sont toujours aux premières vertèbres caudales ; mais il subsiste entre leur racine un foramen transverse qui trahit l'indépendance primitive.

D'autre part au niveau de la rupture vertébrale, la chorde est remplacée par un massif cartilagineux, et celui-ci est à l'intérieur de la couche osseuse la plus interne. GEGENBAUR en signalant ce massif, le nommait *cartilage chordal* et le considérait comme une transformation histologique de la chorde. On retrouve là, l'ancienne opinion sur la fonction squelettogène de la chorde ; cette opinion, nous l'avons dit, ne peut plus être soutenue aujourd'hui. Du reste il est facile de voir que ce cartilage *refoule* devant lui le tissu de la chorde avec lequel il n'a rien de commun et GEGENBAUR donne un dessin qui le montre formellement pour les Batraciens ; on y voit la chorde s'effiler au contact du cartilage, et le traverser sous forme d'un cordon extrêmement mince ; ajoutons qu'il n'y a aucune transition histologique entre les deux organes, et GEGENBAUR indiquait même entre eux une membrane que nous n'avons pas revue : ce doit être simplement le contour interne du cartilage.

Le cartilage chordal ne s'est pas formé en place, c'est un massif infiltré et son origine n'est pas douteuse ; il vient de l'ébauche cartilagineuse de la vertèbre, mais cette ébauche est revêtue sur ses deux faces d'une lame osseuse, il faut donc admettre que l'étui osseux le plus interne présente quelque lacune au niveau même du cartilage chordal ; cette lacune sur laquelle l'attention se trouve fixée, c'est précisément la rupture médiane de la vertèbre.

Vertèbre de l'Orvet.

La série des embryons que nous avons pu étudier est loin d'être complète ; il y manque notamment les stades les plus jeunes qui seraient à coup sûr les plus intéressants : tous nos échantillons possèdent déjà un squelette cartilagineux bien différencié. L'anneau intervertébral y est réduit à une ou deux assises de cellules ayant des parois minces, et dépourvues de toute substance hyaline : elles n'ont pas même l'aspect fibreux.

Sur l'emplacement que devait occuper l'anneau à des stades plus jeunes, on trouve maintenant la tête et la fossette articulaires de deux vertèbres contiguës : la tête, très épaisse, se distingue du corps proprement dit par la stratification des cellules, par leur moindre dimension, par l'aspect plus jeune des noyaux ; mais les deux régions sont reliées par une zone de transition, et les caractères de l'une s'atténuent graduellement quand on passe à l'autre ; ainsi la tête apparaît nettement comme une excroissance du corps vertébral, et non comme une différenciation *in situ* d'un tissu distinct.

La fossette articulaire antérieure est une sorte de calotte ellipsoïdale dont le grand axe horizontal est double de l'axe vertical, cette calotte est formée de cartilage stratifié et elle est assez mince.

Entre ces deux pièces articulaires se trouve le corps vertébral proprement dit, formé de cellules cartilagineuses assez grosses : le contenu de ces cellules est très limpide. Le noyau présente déjà une certaine altération, si l'on en juge par la difficulté avec laquelle il se colore ; enfin la substance intercellulaire est assez abondante ; l'axe de cette pièce est occupé par la chorde et celle-ci est ininterrompue au stade que nous étudions ; elle présente même une épaisseur sensiblement constante dans le sens vertical, mais son diamètre transverse est fort variable : il offre une série de renflements et d'étranglements alternés qui ne sont ni vertébraux ni intervertébraux à proprement parler.

Rigoureusement on peut dire que l'étranglement le plus fort se trouve un peu avant la face postérieure de la vertèbre : il coïncide avec la ligne de raccordement entre la tête articulaire et le corps vertébral proprement dit. La dilatation maxima correspond très sensiblement à la moitié antérieure du corps vertébral.

Si l'on examine une série de coupes transversales faites dans la vertèbre aux différents niveaux, on constate que la chorde présente d'avant en arrière les sections suivantes :

- 1° Une ellipse à grand axe vertical. . . — Calotte articulaire antérieure.
- 2° Un cercle } Moitié antérieure du corps vertébral
- 3° Un carré. } proprement dit.
- 4° Un rectangle à grand côté vertical. — Moitié postérieure du corps vertébral.
- 5° Une boutonnière verticale. — Limite du corps vertébral proprement dit et de la tête articulaire.
- 6° Une ellipse à grand axe vertical. . . — Tête articulaire postérieure.

Pour soutenir comme on l'a fait que la chorde présente des étranglements intervertébraux, il faudrait admettre que la tête articulaire postérieure appartient au même sclérome que la vertèbre suivante, ou faire abstraction de son existence : si l'on en juge par ce qui se passe chez les Ophidiens, les deux pièces articulaires se forment tardivement, et leur emplacement est occupé d'abord par l'anneau intervertébral fibreux très épais ; l'étranglement maximum de la chorde coïncide avec la face postérieure de la vertèbre *à ce moment* ; si l'on prend l'étranglement de la chorde pour le repère du niveau intervertébral exact (ce que certains auteurs ont fait implicitement, sans en démontrer la légitimité) il faut admettre que l'anneau intervertébral appartient morphologiquement à la vertèbre qui suit ; cette discussion nous paraît d'ailleurs sans intérêt actuel, mais elle en aurait eu un très grand si l'observation de BALFOUR s'était trouvée vérifiée. Nous pouvons noter cependant que l'arcade hœmale dans la queue se trouve placée, non pas à l'arrière de la vertèbre, mais entre le corps vertébral proprement dit et la tête articulaire postérieure.

Si nous faisons abstraction pour un instant des parties articulaires, le corps vertébral présente deux régions très différentes. La région postérieure est un fort massif cartilagineux qui correspond à l'étranglement de la chorde ; la région antérieure est beaucoup plus faible, tellement que dans la queue, les fractures sont très fréquentes, et c'est toujours à ce niveau qu'elles se produisent : au-dessus et au-dessous de la vertèbre, le cartilage est réduit à *une seule* assise de cellules (Planche ix, fig. 2).

Sur les côtés de la chorde, le cartilage est beaucoup plus épais : il forme deux ailes symétriques assez robustes, et celles-ci sont prolongées horizontalement par les bases de l'arcade neurale ; la

suture reste longtemps apparente entre ces pièces d'origine distincte ; les bases d'arc sont elles-mêmes renforcées latéralement par les massifs cartilagineux qui constituent les pleurapophyses ; toutes ces pièces se reconnaissent sans difficulté sur une section transversale, et on peut encore les discerner sur une coupe frontale faite à un niveau convenable ; le corps vertébral paraît donc gagner par des contreforts horizontaux, toute l'épaisseur qui lui manque à ce niveau dans le sens vertical.

Mais de très bonne heure, sinon même dès le début, les ailes cartilagineuses qui constituent presque tout le corps vertébral dans sa moitié antérieure, se trouvent largement excavées : il y a eu résorption du cartilage, et l'on observe deux grandes cavités presque contiguës à la corde ; ces cavités débouchent largement dans le canal rachidien, et d'autre part elles sont béantes vers le bas au-dessous des pleurapophyses ; elles livrent passage à des vaisseaux qui pénètrent dans le canal rachidien ; on peut donc décrire le corps vertébral de la façon suivante : dans la moitié antérieure de la vertèbre la corde est entourée d'une *seule* assise cartilagineuse sur toutes ses faces, de sorte que la fossette articulaire antérieure et la région postérieure du corps vertébral sont reliées par un col extrêmement faible ; mais ces deux pièces sont accessoirement consolidées par deux ponts cartilagineux disposés longitudinalement à hauteur de la corde, et ces deux ponts supportent l'arcade neurale qui elle-même supporte les pleurapophyses. Quand on étudie des coupes frontales passant au-dessus ou au-dessous des ponts, le corps vertébral apparaît réduit à sa moitié postérieure massive, au col très mince qui forme la moitié antérieure, et enfin aux néoformations articulaires.

Quand on passe aux embryons un peu plus âgés, et présentant déjà un commencement d'ossification, les particularités que nous venons de dire se trouvent encore plus visibles.

Toute l'ébauche vertébrale est revêtue d'une mince lamelle osseuse, qui se trouve interrompue en face des débouchés de la cavité médullaire ; la zone de moindre résistance se retrouve par conséquent sur la vertèbre osseuse comme sur l'ébauche cartilagineuse. Mais il n'y a pas là, même dans la queue, une véritable segmentation comme celle que l'on observe chez les Sauriens inférieurs.

Nous ne connaissons pas l'aspect de la région sur les vertèbres très jeunes, mais à coup sûr les vaisseaux nourriciers qui traversent

les cavités médullaires se trouvent de bonne heure à cet endroit, et la vertèbre présente par suite des perforations précoces au niveau du futur col, il est vraisemblable que longtemps avant de se résorber complètement, les cellules cartilagineuses présentent à ce niveau une certaine régression ; il se peut même qu'elles aient dès le début une orientation spéciale comme celle que nous décrirons pour la Vipère.

Vertèbre de la Vipère.

Nous avons eu à notre disposition une série fort nombreuse de vipéreaux aux stades les plus variés ; et nous avons pratiqué des coupes dans toutes les directions : les plus instructives pour l'objet qui nous occupe sont les coupes longitudinales parallèles au plan de symétrie, ou perpendiculaires à ce plan.

Au moment où le cartilage apparaît pour la première fois, la chorde se montre légèrement comprimée à des intervalles réguliers par des anneaux cellulaires présentant un aspect légèrement fibreux et que le carmin colore assez vivement : ces anneaux sont séparés par des espaces plus clairs dont les cellules sont peu distinctes, et où l'on a quelque peine à deviner du cartilage. Il serait difficile de dire laquelle de ces régions représente la vertèbre elle-même, si l'on ne voyait le tissu clair se prolonger sur les flancs de la moelle épinière en deux ailes ascendantes qui forment les ébauches de l'arcade neurale ; les ganglions rachidiens fort reconnaissables sont placés au-dessus et un peu en avant des anneaux fibreux qui étranglent la chorde ; ceux-ci nous apparaissent donc comme des anneaux ou disques intervertébraux. L'anneau par son contour interne touche la chorde elle-même, puis vers l'avant et l'arrière il s'en écarte progressivement, faisant place au précartilage qui s'insinue dans l'angle ainsi ménagé. Nous insistons sur ce point que l'anneau intervertébral ne se glisse pas entre la chorde et l'ébauche vertébrale : c'est l'inverse qui a lieu, et la vertèbre à ce moment se termine aux deux bouts par des faces convexes (on pourrait même dire coniques). Les cellules qui constituent l'anneau sont légèrement allongées, et sensiblement elliptiques ; celles qui se trouvent sur ses faces antérieure et postérieure sont plus étirées et déjà fibreuses : ces dernières sont enroulées sur la chorde. La limite du tissu est nette vers la chorde ou contre les ébauches

vertébrales ; mais sur le contour externe il n'y a pas de limites, on observe seulement une atténuation progressive du caractère fibreux et une moindre densité cellulaire. La face inférieure de la moelle épinière subit une légère dépression en face de chaque anneau, et le canal de l'épendyme présente lui-même des sinuosités correspondantes. Pareillement, l'aorte qui apparaît comme un sinus très large présente sur son bord dorsal des sinuosités, tandis que le bord ventral demeure rectiligne.

Le cartilage vertébral est formé à ce moment de petites cellules elliptiques couchées dans le sens de la longueur ; leur protoplasma est clair, leur noyau très net et la substance fondamentale manque presque complètement ; d'un bout à l'autre de l'ébauche elles sont toutes semblables, et le cartilage paraît bien homogène ; mais ce corps vertébral n'offre pas partout la même épaisseur et la moitié antérieure forme un renflement notable, tandis que le milieu de la vertèbre correspond à la moindre épaisseur. A ce stade très précoce on ne peut observer encore la moindre trace des arcades hœmales, et l'ébauche des côtes est très difficile à suivre.

Au stade suivant les choses sont dans le même état ; mais avec plus de précision, l'on reconnaît la parfaite continuité histologique entre l'anneau intervertébral et le tissu qui l'entoure ; les cellules qui forment ses faces sont peut-être un peu plus allongées, mais leurs parois sont restées minces. Au contraire l'ébauche vertébrale est devenue franchement cartilagineuse, elle présente maintenant une proportion notable de substance hyaline ; de plus, il apparaît des différences notables entre les diverses régions du massif : les variations d'épaisseur se sont accusées. Décrivons pour plus de commodité une coupe faite suivant le plan de symétrie de la vertèbre : au-dessus de la corde le cartilage présente une région moyenne à grandes cellules irrégulièrement orientées et séparées par une substance hyaline assez abondante ; l'avant et l'arrière sont constitués par un cartilage stratifié dont les cellules longues et étroites sont disposées parallèlement aux faces articulaires de la vertèbre. La facette antérieure est convexe, avec pourtant une légère dépression au voisinage immédiat de la corde. La facette postérieure est convexe aussi, et très aiguë ; le maximum d'épaisseur correspond à la tête antérieure, le minimum à la tête postérieure ; quant à la région intermédiaire, elle conserve une épaisseur sensiblement constante avec un étranglement léger vers le milieu.

La partie ventrale de la vertèbre présente sensiblement les mêmes particularités histologiques, le même cartilage stratifié sur les deux faces articulaires. Il faut ajouter que le contour interne présente une brusque inflexion vers le milieu de sa longueur ; il en résulte que la corde est sensiblement moins épaisse dans la moitié postérieure de la vertèbre que dans la moitié antérieure. La vertèbre est maintenant plus longue que tout à l'heure ; il est facile de voir que les faces terminales où la stratification du cartilage est le plus nette, constituent les zones d'accroissement du corps vertébral : la faible dimension des cellules, la taille considérable des noyaux ainsi que leur netteté en sont d'autant d'indices ; du reste, on y découvre beaucoup de cellules en voie de division ou résultant d'une division récente. Quant aux espaces intervertébraux ils sont à peine modifiés, et l'on n'y voit aucune trace de substance hyaline : à l'extrémité postéro-inférieure des vertèbres caudales apparaissent deux massifs cartilagineux obtus, inclinés vers l'arrière ; ce sont les ébauches des hœmapophyses qui n'ont, on le voit, aucun rapport avec l'anneau intervertébral. Pareillement sous les vertèbres rachidiennes s'ébauche l'hypapophyse comme une excroissance terminale de la vertèbre (Planche viii, fig. 1).

A quelque temps de là nous arrivons à un stade plus intéressant caractérisé par deux faits remarquables : la réduction de l'anneau fibreux, la segmentation partielle du corps vertébral.

Les vertèbres ont grandi plus rapidement que les organes voisins, en sorte que leur écartement diminue ; la croissance est à la fois intercalaire et biterminale : intercalaire, car les cellules ont grandi et la substance hyaline qui les sépare s'est épaissie ; biterminale car les deux extrémités ont été le siège d'une active multiplication cellulaire ; on le reconnaît immédiatement à l'aspect des tissus car les couches stratifiées ont augmenté leur nombre ; de plus, les hœmapophyses et hypapophyses qui tout à l'heure occupaient l'arrière même de la vertèbre, se trouvent maintenant à une distance notable de l'extrémité ; la vertèbre a donc grandi vers l'arrière de toute la longueur qui dépasse les arcs inférieurs. L'avant s'est allongé aussi mais plus faiblement ; la croissance est presque nulle au voisinage immédiat de la corde, tandis qu'elle est notable sur les bords de la face articulaire ; celle-ci a donc changé de forme, elle n'est plus convexe mais sensiblement plane ou même légèrement concave ; la vertèbre est en voie de devenir procœle. L'anneau

intervertébral a diminué d'épaisseur et changé de forme, pour se mouler sur les extrémités vertébrales.

Tout ceci rappelle infiniment ce qui s'est passé chez les Batraciens ; l'articulation des deux vertèbres s'est bien constituée *tardivement*, *sur l'emplacement* du disque intervertébral : le bord de la fossette articulaire correspond au bord du disque, et la tête articulaire correspond au centre du disque ; donc au point de vue topographique le processus décrit pour les Batraciens s'applique aux Ophidiens ; mais il n'y a pas eu *assimilation* de tissu, il y a eu croissance de cartilage vertébral et refoulement de l'anneau fibreux, sans que celui-ci ait perdu en aucun point ses caractères histologiques : les deux tissus se sont substitués l'un à l'autre, et non transformés l'un dans l'autre ; du reste la limite entre les deux est toujours demeurée parfaitement nette et l'on n'observe aucune transition.

Un fait curieux permet d'établir la continuité génétique du corps vertébral et de la tête articulaire malgré la différence d'aspect histologique : pendant que le corps vertébral s'épaissit vers l'arrière en proliférant une tête à cellules stratifiées, l'apophyse inférieure prolifère sur son bord postérieur une marge de petites cellules ; et celles-ci continuent histologiquement la tête articulaire comme le tissu ancien de l'apophyse continue la partie ancienne du corps vertébral. La tête articulaire est au corps vertébral comme le bord postérieur de l'apophyse est au bord antérieur.

Le disque intervertébral a maintenant la forme d'un ménisque fortement concave en avant, sensiblement plan en arrière.

La partie postérieure de la vertèbre se trouve épaissie vers le bas par les arcs inférieurs, la partie antérieure est épaissie latéralement par les arcs supérieurs et les pleurapophyses ; quant à la partie intermédiaire elle constitue un col relativement faible, situé vers le quart antérieur du corps vertébral. Les cellules qui forment cette région ont subi une sorte de régression : elles sont très grandes, mais leurs parois demeurent relativement minces, et comme fripées ; les noyaux ont perdu leur netteté, en revanche le contenu cellulaire est devenu granuleux, et il se colore fortement par l'éosine ou l'hématoxyline : ajoutons que les cellules sont très notablement allongées et enroulées transversalement sur la chorde ; à ce point de vue elle forment contraste avec les cellules régulièrement polyédriques des massifs cartilagineux contigus. Enfin la chorde à ce niveau présente un étranglement sensible : tous ces détails se distinguent

particulièrement sur des coupes longitudinales, tangentes à la chorde.

Si nous prenons maintenant un embryon un peu plus âgé, nous trouverons son squelette légèrement ossifié : l'ossification débute par l'apparition d'une lamelle très mince à la surface externe du cartilage ; seules les faces articulaires demeurent cartilagineuses et pendant longtemps elles resteront à cet état (Planche VIII, fig. 3).

Le col vertébral qui nous avait frappé tout à l'heure, se distingue mieux encore : son cartilage est en pleine régression ; les parois cellulaires ont disparu, et sur l'emplacement on observe une grande lacune où passe un vaisseau nourricier, et cette lacune fait le tour de la chorde, de sorte qu'il n'y a plus continuité entre les massifs cartilagineux qui forment l'avant et l'arrière de la vertèbre ; la lame osseuse se trouve partiellement interrompue à ce niveau : à la face inférieure elle présente des trous irréguliers assez considérables par où pénètrent les vaisseaux ; à la face supérieure, elle est complètement interrompue, et la chorde à ce niveau n'est plus protégée que par les débris du cartilage.

Enfin au stade où nous sommes arrivés, l'anneau intervertébral a presque disparu ; il est réduit à un ménisque extrêmement mince dont les cellules ne sont même plus fibreuses ; on y distingue deux plans cellulaires à noyaux assez nets. Il ne joue plus aucun rôle et les premiers mouvements du Vipereau achèveront sa destruction.

Nous pouvons donc dire que le disque intervertébral est un tissu transitoire sans aucune fonction actuelle ; il présente à certain moment dans l'ontogénie, une légère différenciation fibreuse qui semble rappeler un organe articulaire ancien : *mais on ne peut en aucune façon le considérer comme une pièce squelettique même rudimentaire.*

Tout ce que nous avons observé sur les embryons de *Vipera aspis*, nous l'avons retrouvé sur ceux de *Coronella levis* et nos conclusions s'étendront sans doute légitimement à l'ordre des Ophidiens tout entier.

Conclusions.

Plusieurs auteurs (GAUDRY, GÖTTE [4], HAY [3], etc.) ont retrouvé dans la vertèbre solide des Amniotes tous les éléments d'une vertèbre fragmentaire (rachitome ou embolomère). D'autres ont admis la disparition préalable ou la réduction de certaines pièces ; par exemple

BAUR [4] et COPE [2 et 3] soutiennent que la vertèbre des Urodèles est essentiellement composée par l'intercentre tandis que celle des Amniotes est au contraire formée par les pleurocentres.

Nous adoptons la première opinion, parce que nous avons vérifié les arguments de GÖTTE et retrouvé comme lui la double ébauche des arcs neuraux et la double ébauche des pleurapophyses caudales, parce que nous retrouvons en outre la segmentation du corps vertébral dans la queue des Sauriens ; parce que dans le tronc, la vertèbre nous présente des traces de segmentation, de même que la côte conserve un souvenir de bifidité. Nous pensons donc que le corps vertébral des Sauriens et des Ophidiens représente la vertèbre fragmentaire tout entière, et nous n'avons pas besoin pour cela de compter la tête articulaire comme une pièce distincte ; nous ne pouvons accorder la moindre individualité à l'anneau intervertébral.

Cette pièce nous apparaît, quand elle existe, comme une simple différenciation articulaire, un ligament fibreux qui se serait différencié parfois en une sorte de rotule (le cas de l'*Hatteria* étant réservé). Jusqu'ici nous sommes sensiblement d'accord avec GÖTTE ; nous examinerons tout à l'heure sa seconde conclusion : la vertèbre de Reptiles dérive d'un type embolomère.

Les arguments positifs que nous venons de donner en faveur de la théorie soutenue par GÖTTE, nous dispenseraient à la rigueur de réfuter autrement les conceptions de COPE et de BAUR. Nous allons montrer néanmoins qu'elles échappent à toute vérification.

Les arguments qu'ils invoquent sont les suivants : chez les Stégocéphales rachitomes, on observe une réduction continue des pleurocentres au cours de l'évolution, et par extension l'on admet que la vertèbre des Urodèles est exclusivement intercentrique.

Pour les Reptiles, le point de départ de l'argumentation, c'est la série des Pelycosauriens : on y trouve des vertèbres embolomères (généralement caudales) et des vertèbres rachitomes ; or parmi ces dernières on constate l'équivalence des pleurocentres et intercentres chez les espèces anciennes, la prépondérance de plus en plus marquée des pleurocentres dans les formes récentes ; on a étendu ce résultat à tous les Amniotes et proclamé dès lors la réduction des intercentres.

Nous observerons que ces extensions ne sont pas suffisamment légitimées par la phylogénie.

De plus elles échappent à tout autre espèce de vérification, et l'on peut même dire que la discussion n'a pas de signification, que les mots employés n'ont pratiquement aucun sens. Il n'en existe aucune définition qui puisse permettre de les discerner dans les cas douteux.

1° On a défini : *pleurocentres* les pièces antérieures de la *deutovertèbre* ;

Intercentre la pièce postérieure de la *deutovertèbre*.

C'est là une définition précise et irréprochable ; théoriquement, elle est parfaite ; mais elle n'a de sens que si nous connaissons une limite précise, un plan de démarcation au moins momentané, entre les *deutovertèbres*. Or il n'en est pas ainsi : si la pièce *intervertébrale* faisait partie du complexe, son évolution telle que l'ont rapportée GEGENBAUR et BALFOUR ne permettrait pas de dire si elle appartient à l'une ou à l'autre des vertèbres contiguës, et la définition serait en défaut. Bien mieux : cette pièce se comporte *de la même façon*, d'après les auteurs, chez les Batraciens et chez les Reptiles ; ce serait donc dans tous les cas la même pièce, or COPE et BAUR sont arrivés à la considérer comme un *intercentre* chez les Reptiles, un *centre* chez les Batraciens.

2° On a défini : *pleurocentres* les pièces qui portent l'arcade neurale ;

Intercentre la pièce qui porte l'arcade hœmale, et ne porte point l'arcade neurale.

C'est spécialement cette définition que vise COPE en partant du *Cricotus*.

Mais quand la vertèbre porte deux arcades neurales comme il arrive chez les Sauriens et les Ophidiens, quand par surcroît les hœmapophyses viennent à manquer, que peut-on dire ? Et d'autre part si l'une des pièces du complexe vertébral devient rudimentaire, n'est-il pas évident que l'arc neural qui ne manque jamais, que l'arc hœmal qui subsiste toujours dans la queue, se porteront sur l'autre, quelle qu'elle soit ? Donc les relations des pièces centriques avec les arcs ne peuvent nous renseigner dans les cas douteux.

3° Enfin l'on a fixé les homologues d'après la *forme* des régions vertébrales : ceci n'est pas moins illicite, car les pièces rudimentaires sont incontestablement déformées.

En résumé, toutes les fois qu'une pièce du complexe vertébral devient rudimentaire, on ne peut se fier, ni à sa position, ni à ses rapports, ni à sa forme, pour en déterminer la valeur. La phylogénie pourrait seule nous renseigner sur ce point, et en l'état actuel, elle-même est impuissante (1).

GÖTTE a énoncé les conclusions suivantes :

La vertèbre complète chez les Amiadés, comme chez les Stégocéphales, comme chez les Anniotes est primitivement double et de forme embolomère.

Les deux segments centriques et leurs arcs respectifs se soudent après que l'un ou l'autre (et particulièrement le postérieur) a subi une régression partielle ; quant à la vertèbre rachitome, c'est une forme de transition au cours de la fusion.

Nous n'admettons pas la régression des pièces postérieures, même pour le centre ; et nous considérons ce dernier comme formé des éléments réguliers sensiblement équivalents.

Nous n'admettons pas non plus que la vertèbre dérive d'un type embolomère comme l'ont supposé HAY et GÖTTE mais bien d'un type rachitome (la forme embolomère étant tout au plus un stade passager).

Sur ce point nous invoquerons les arguments classiques. ZITTEL a montré que chez les Téléostéens les types rachitomes précèdent les types embolomères. COPE a fait la même démonstration pour les Anniotes ; il suggère en outre qu'on pourrait l'étendre aux Sélaciens. Nous nous bornerons à ajouter une considération générale qui expliquerait l'identité des transformations dans des groupes si divers :

Il nous semble que le type rachitome correspond à des nécessités mécaniques évidentes. Les parties primitives du squelette sont assurément les arcs vertébraux, véritables pièces de résistance ; eux seuls interviennent dans les flexions du corps : ils sont essentiels et primitifs, et les parties centriques ne sont que des empatements basilaires subordonnés. La flexion verticale du corps provient en particulier du jeu des arcs supérieurs et inférieurs ; or ces pièces ne

(1) COPE emploie contre GÖTTE cette critique qui peut s'appliquer à toute théorie : « à cause de la cœnogénèse, il est certain que des pièces phylétiquement apparentées peuvent paraître indépendantes dans l'ontogénie et inversement » il ajoute que les hœmapophyses sont à coup sûr des dépendances primitives de l'intercentre, et c'est la cœnogénèse qui les fait apparaître distinctes d'un prétendu intercentre : nous sommes sur ce point absolument d'accord, mais il ne faut pas tirer argument de là pour voir dans la pièce douteuse un véritable intercentre.

sont jamais superposées ; par suite, le plan de fracture entre la partie centrique supéro-antérieure qui dépend de l'arc neural, et la partie centrique inféro-postérieure qui dépend de l'arc hœmal, est un plan oblique dirigé vers le haut et l'arrière, celui-là même qu'on observe dans une vertèbre rachitome (1).

Quant aux flexions latérales (tractions sur les côtes et les pleuropophyses) elles pouvaient bien provoquer une rupture du corps vertébral ; mais par raison de symétrie cette rupture ne pouvait être que longitudinale ; et c'est celle que l'on observe entre les pleurocentres d'un type rachitome.

On ne voit pas d'explication mécanique à la vertèbre embolomère : cette fragmentation ne peut avoir d'autre effet que de multiplier des points de flexion ; mais ces joints ne paraissent pas avoir jamais fonctionné ; en tous cas ils n'offrent jamais aucune disposition articulaire. Nous estimons que la disposition embolomère est simplement un stade régressif de la disposition rachitome, une étape vers la consolidation finale ; c'est une contrefaçon de la vertèbre rachitome. et volontiers nous y verrions une récapitulation infidèle de celle-ci, ce qui concorde assez bien, avec sa fréquence dans la queue, sa rareté dans le tronc.

VI.

HŒMAPOPHYSES ET HYPAPOPHYSES.

Nous avons groupé dans ce chapitre des indications très brèves, relativement à deux questions : ce sont d'abord quelques observations sur les apophyses épineuses inférieures ou *hypapophyses* et sur leur comparaison avec les hœmapophyses ou chevrons de la queue ; et ensuite certaines notions que nous avons invoquées dans les chapitres précédents, sur l'homologation possible des hœmapophyses et des côtes.

(1) Une conception analogue a été esquissée par GÖPPERT. Le métamère serait divisible par un plan d'orientation variable : chez les Poissons ce plan est horizontal, il intéresse à la fois le *sclerome* et le *myotome* ; ce dernier fournit une musculature dorsale et une ventrale ayant chacune sa côte ; chez les Crocodiliens il en serait de même avec soudure des deux côtes. Enfin pour meilleure adaptation le plan aurait pu devenir oblique (vertèbre rachitome) ou transversal (vertèbre embolomère).

Hypapophyses.

Sur toute la longueur du tronc, ou dans sa région antérieure, les vertèbres des Ophidiens présentent une apophyse impaire et médiane sur leur face ventrale. Cette pièce a une forme et une taille variable : tantôt elle rappelle un coutre de charrue incliné vers l'arrière et soudé à l'extrémité postérieure de la vertèbre ; tantôt elle est placée comme une carène sur toute la longueur du corps vertébral, assez basse vers l'avant, s'élevant progressivement vers l'arrière.

Elle manque toujours aux vertèbres atlas et axis, ou du moins elle y est si peu accusée qu'on la distingue à peine : pourtant DALTON et DE ROCHEBRUNE la mentionnent : ils remarquent même que l'axis porte deux de ces pièces placées l'une derrière l'autre. LEYDIG a fait la même observation pour l'axis de l'Orvet.

L'hypapophyse se trouve toujours aux vertèbres suivantes chez tous les Ophidiens, sauf peut-être chez les Typhlopidés. Nous l'avons observée à toutes les vertèbres du tronc sur la Vipère, le Crotale, le Bothrops, le Naja et d'une façon générale chez les Ophidiens venimeux, aux vertèbres antérieures seulement sur la Couleuvre, la Coronelle, le Pyphon, le Dryophis.

En dehors des Ophidiens on a signalé des pièces analogues aux vertèbres cervicales des Sauriens, chez les Crocodiles et quelques Oiseaux. LEYDIG les a spécialement étudiées chez le Lézard où il constate que l'axis en possède une très forte *avec soudure apparente* au corps de la vertèbre ; puis les vertèbres suivantes, jusqu'à la sixième cervicale portent des pièces semblables de plus en plus petites, et complètement solidaires avec le corps vertébral ; enfin la septième et la huitième cervicales portent au même niveau une *paire de petits osselets symétriques*. LEYDIG qualifie toutes ces pièces d'hypapophyses, et sans hésitation il les homologue à des hœmapophyses qui se seraient rapprochées de la ligne médiane, et soudées par paires à l'exception des dernières. Au contraire GEGENBAUR, en rapportant l'observation de LEYDIG estime que ces hypapophyses, aussi bien que celles des Serpents sont des formations secondaires en rapport avec la musculature. Ces deux opinions opposées avaient été exprimées antérieurement : STRAUSS-DURCKEIM, DE ROCHEBRUNE distinguent les deux espèces de pièce et déclarent qu'elles n'ont rien de commun ; GERVAIS les considère comme homologues : enfin

HUXLEY paraît les identifier, mais il estime que les chevrons de la queue sont eux-mêmes des néoformations et nullement assimilables aux hœmapophyses des Poissons.

Il est assez difficile d'argumenter pour ou contre ces opinions : dès leur apparition, les hypapophyses possèdent leur aspect définitif et l'on n'y voit ni chez la Vipère, ni chez la Couleuvre, la moindre trace de bifidité : l'ébauche est unique dès le début, alors qu'on pourrait s'attendre à la trouver double, s'il est vrai qu'elle représente deux hœmapophyses soudées. Mais d'autre part on peut observer que sur le Lézard, où les hypapophyses cervicales ont bien valeur de pièces doubles, l'ébauche cartilagineuse est immédiatement simple ; il en résulte que le même fait constaté sur les Ophidiens ne préjuge rien. D'autre part, quand les hypapophyses se rencontrent sur toute la longueur du tronc, on observe presque toujours qu'elles passent graduellement aux hœmapophyses : c'est d'abord un faible sillon à leur pointe, puis une encoche de plus en plus profonde, et finalement la division en deux rameaux distincts jusqu'au corps vertébral. La transition est tellement ménagée qu'on ne peut dire où commencent les hœmapophyses, où finissent les hypapophyses. Pour la Vipère, par exemple, les dernières apophyses inférieures du tronc sont terminées en massue : déjà celle qui correspond à l'avant-dernière vertèbre s'épanouit sensiblement et son extrémité présente un sillon longitudinal qui la divise en deux lobes symétriques : et pourtant l'aorte qui passe au-dessous se trouve assez éloignée pour qu'on ne puisse la considérer comme directement responsable ; la dernière vertèbre du tronc présente une hypophyse franchement bifide sur la moitié de sa hauteur : la suivante (première caudale) l'est encore davantage : mais c'est seulement à la seconde que nous trouverons de véritables hœmapophyses distinctes dès leur racine. Encore convient-il de remarquer que ces hœmapophyses sont très rapprochées l'une de l'autre et qu'elles ne prendront leur distance normale qu'à partir de la vertèbre suivante (Voir Pl. ix, fig. 3, 4, 5, 6).

Pareillement sur un squelette de *Bothrops atrox*, nous avons observé le passage graduel : les dernières hypapophyses sont extrêmement couchées vers l'arrière comme celles qui les précèdent, tandis que les hœmapophyses sont presque verticales, mais les dernières hypapophyses couchées sont nettement paires et le redressement progressif interdit toute séparation entre elles et les hœmapophyses.

Dans le *Naja haje* les dernières hypapophyses sont des carènes très basses et creusées d'un sillon médian extrêmement net : ce sillon ne peut offrir du reste aucune protection à l'aorte tant ses bords sont peu élevés.

Il convient de faire une mention spéciale pour *Eunectes murinus*, où la transition entre hypapophyses et hœmapophyses se fait sur un mode particulier : les dernières hypapophyses conservent leur pointe médiane ; mais celle-ci est flanquée vers le cloaque de deux lobes symétriques qui se développent de plus en plus à mesure que l'on va vers l'arrière : ces lobes passent progressivement aux hœmapophyses, tandis que la pointe médiane se réduit.

D'autre part, la limite imprécise entre les deux séries de pièces, est extrêmement variable ; tantôt les hypapophyses se retrouvent jusqu'aux premières caudales, et tantôt au contraire, les hœmapophyses remontent jusqu'aux dernières vertèbres du tronc : le *Bothrops* est un exemple de cette dernière disposition.

Enfin il nous a semblé que d'une façon générale les hœmapophyses commencent d'autant plus tard que les hypapophyses finissent plus tôt ; dans les Serpents qui possèdent des hypapophyses sur toute la longueur du tronc, il y a des hœmapophyses sur toute la longueur de la queue, en sorte que les deux séries se rejoignent (exception pour *Tropidonotus fasciatus*) ; au contraire quand les hypapophyses existent à la région thoracique seulement, les hœmapophyses commencent assez loin, il en est ainsi pour le *Python*, et dans une certaine mesure pour la *Coronelle*.

L'étude embryogénique de ces pièces nous a fourni peu de renseignements : nous dirons seulement que les hypapophyses apparaissent en même temps (c'est-à-dire assez tard), de la même façon, et à la même place que les hœmapophyses. Au moment où elles se forment, elles sont les unes et les autres à l'arrière de la vertèbre, mais par suite de la croissance ultérieure de celle-ci les arcs inférieurs se trouvent reportés en avant : elles sont juste au niveau de l'étranglement maximum de la chorde : ces résultats ne sont pas extrêmement probants, ils le deviendraient si cette étude était faite sur un grand nombre d'espèces, et si les variations des hœmapophyses se trouvaient constamment parallèles à celles des hypapophyses.

Les arguments que nous venons d'invoquer militent en faveur de l'homologie ; et nous concluons dans ce sens, d'autant plus

volontiers que l'on n'a jamais rien trouvé pour étayer l'opinion inverse : DE ROCHEBRUNE se borne à dire que les hypapophyses et hœmapophyses ne doivent pas être confondues car elles se distinguent par leur place, par leur forme et surtout parce que les hœmapophyses *ne sont jamais moins de deux*. Il paraît tirer argument d'un certain antagonisme entre les apophyses épineuses inférieures et supérieures, d'où résulterait une suppléance : les hypapophyses se développeraient pour fournir aux muscles un appui quand vient à leur manquer l'épine supérieure.

Enfin l'on a invoqué une fonction accessoire des hypapophyses pour expliquer leur présence : elles sont parfois assez longues pour venir toucher la face dorsale du tube digestif et dans ces conditions elles peuvent aider à l'ingestion des aliments : cette disposition s'exagère sur le *Dasypeltis scaber* où certaines d'entre elles traversent la paroi de l'œsophage et font saillie à l'intérieur : cette espèce se nourrit d'œufs et les hypapophyses doivent fournir une résistance pour briser la coquille : de là est née la notion de dents pharyngiennes, et l'on a cru autrefois que ces pièces avaient la structure des véritables dents. LUDWIG KATHARINER a montré récemment qu'il n'en était rien. Quoi qu'il en soit cette fonction très accessoire des hypapophyses ne saurait expliquer leur apparition, et elle ne justifierait pas le développement de ces pièces dans la région postérieure du tronc.

Nous continuerons par conséquent à voir dans les hypapophyses des hœmapophyses soudées : leur persistance dans le tronc s'expliquant par les points d'appui qu'elles ont pu fournir à la musculature particulièrement active des Ophidiens.

Nature des hœmapophyses.

Nous ne reprendrons pas la longue histoire des controverses, sur la signification des hœmapophyses, et leur homologie dans la série ; aujourd'hui la question est à peu près tranchée pour les Poissons, par des observations concordantes des auteurs récents : les hœmapophyses y sont formées en tout ou partie par les arcs péritonéaux, c'est-à-dire par les apophyses inférieures (diapophyses de BAUR, hypapophyses d'OWEN) avec ou sans le concours de la côte correspondante. Au besoin quelque pièce supplémentaire peut s'y joindre.

Mais est-il possible d'étendre cette conception aux Vertébrés aériens ? Nous avons signalé chez les Urodèles la présence de doubles côtes dans la queue, à des vertèbres qui par surcroît possèdent des hœmapophyses. Nous avons dit pour quelles raisons ces doubles côtes nous paraissent représenter l'ensemble des côtes inférieure et supérieure des Poissons ; et la même observation s'étend aux Sauriens, qui possèdent aussi dans la queue des côtes doubles (soudées à la vertèbre). Que sera donc l'hœmapophyse : une pièce sternale comme l'indique SABATIER, une néoformation d'origine fibreuse comme l'ont avancé SCHEEL, HUXLEY et BOULENGER ? Cela se peut ; mais nous croyons plus volontiers qu'elle est simplement l'apophyse inférieure à laquelle s'appuyait la côte péritonéale avant sa migration ; du reste l'hœmapophyse a conservé généralement la position péritonéale et postcentrique que devait avoir cette côte ; et nous trouvons une preuve plus directe dans une observation d'OWEN : l'Ichthyosaure possède des côtes bicipitales qui s'appuient sur deux apophyses bien distinctes : or quand on arrive à la queue, les apophyses inférieures se rapprochent l'une de l'autre, grandissent et viennent graduellement former le chevron.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

- ALBRECHT. — Note sur la présence d'un rudiment de proatlas de *Hatteria punctata*. — *Bull. Mus. Roy. Belg.*, 1883.
- ALLEN. — On the notation of the ribs. — *Proc. Acad. Nat. Sc.*, Philadelphie, 1875.
- BALFOUR [1]. — On the development of the Elasmobranch fishes. — *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1874, vol. 14.
- [2]. — A monograph on the development of Elasmobranch fishes. Londres, 1878.
- [3]. — A treatise on comparative embryology. — Londres, 1881.
- BALFOUR et PARKER. — On the structure and development of *Lepidosteus*. — *Phil. Trans. Roy. Soc.*, Londres, 1882.
- BAUR [1]. — Osteologische Notizen über Reptilien. — *Zool. Anz.*, 1883, vol. 6.
- [2]. — The intercentrum of *Sphenodon*. — *Amer. Nat.*, 1886, vol. 20.
- [3]. — The proatlas, atlas and axis of the Crocodilia. — *Amer. Nat.*, 1886, vol. 20.
- [4]. — Die zwei Centralia . . . und die Wirbel von *Sphenodon* und *Gecko verticillatus*. — *Zool. Anz.*, 1886, vol. 9.
- [5]. — Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. — *Biol. Centr.*, 1886, vol. 6.
- [6]. — On the rib articulation in *Sphenodon*. — *Amer. Nat.*, 1886, vol. 20.
- [7]. — On the phylogenetic arrangement of the Sauropsida. — *Journ. Morph.*, 1887, vol. 1.
- [8]. — On the morphology of the ribs. — *Amer. Nat.*, 1887, vol. 21.
- [9]. — Arrangement of the Sauropsida. — *Amer. Nat.*, 1887, vol. 21.
- [10]. — Osteologische Notizen über Reptilien. — *Zool. Anz.*, 1889, vol. 12.
- [11]. — On the morphology of the ribs and the fate of the actinosts of the median fins in fishes. — *Journ. of Morph.*, 1889, vol. 3.
- [12]. — Palæohatteria and the Proganosauria. — *Amer. Journal of science*, 1889.
- [13]. — Ueber Rippen und ähnliche gebilde und deren Nomenclatur. *Anat. Anz.*, 1894, vol. 9.
- [14]. — Ueber die systematische Stellung der Microsaurier. — *Anat. Anz.*, 1897, vol. 14.

- BEDDARD. — Note upon intercentra in the vertebral column of Birds. — *Proc. Zool. Soc.*, Londres, 1897.
- BERNARD, F. — Éléments de paléontologie. Paris, 1895.
- BOULENGER, G.-A. [1]. Notes on the osteology of *Heloderma*... and on the vertebrae of the Lacertilia. — *Proc. Zool. Soc.*, Londres, 1891.
- [2]. — On the nature of Hæmapophyses in reply to some criticisms of M. Dollo. — *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 1893, 6^e série, vol. 12.
- CLAUS. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Vertebraten. — *Sitzungsb. K. Akad. Wiss. Wien*, 1876, vol. 74.
- COPE, E.-D. [1]. — On the evolution of the vertebrata, progressive and retrogressive. *Amer. Nat.*, 1885, vol. 19.
- [2]. — The batrachian intercentrum. — *Amer. Nat.*, 1886, vol. 20.
- [3]. — On the intercentrum of the terrestrial vertebrata. — *Trans. Amer. Phil. Soc.*, 1888, 2^e série, vol. 16.
- [4]. — The osteology of the Lacertilia. — *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1892, vol. 30.
- [5]. — Recent papers relating to vertebrate embryology. — *Amer. Nat.*, 1897, vol. 31.
- CLIGNY. — Les pleurapophyses caudales des Sauriens (*sous presse*).
- CORNING. — Ueber die sogenannten Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. — *Morph. Jahrb.*, 1891, vol. 17.
- CUVIER [1]. — Ossements fossiles. Paris.
- [2]. — Leçons d'anatomie comparée. 2^e éd. Paris, 1835.
- D'ALTON. — De pythonis ac boarum ossibus. — Halle, 1836.
- DAVISON. — A preliminary contribution to the development of the vertebrate column of Amphiuma. — *Anat. Anz.*, 1897, vol. 14.
- DOLLO, L. [1]. — Sur la phylogénie des Dipneustes. — *Bull. Mus. Roy., Belgique*, 1883.
- [2]. — Sur la morphologie des côtes. — *Bull. Scient. Giard*, 1892, t. 24.
- [3]. — Sur la morphologie de la colonne vertébrale. — *Bull. scient. Giard*, 1893, t. 25.
- DUGÈS. — Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. — *Mém. savants étrangers. Acad. Sc. Paris*, 1835, t. 6.
- DUVERNOY. — Fragments sur l'organisation des Serpents. — *Ann. Sc. Nat.*, 1833, 1^{re} série, t. 30.
- DUMERIL et BIBRON. — Erpétologie générale. Paris, 10 volumes 8^e.
- VON EBNER [1]. — Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. — *Sitz. der k. Akad. wiss.*, Wien, 1889, vol. 97.
- [2]. — Ueber die Beziehungen der Wirbel zu der Urwirbel. — *Sitz. der k. Akad. wiss.*, Wien, 1892, vol. 101.

- FICK [1]. — Développement de la côte chez *Triton toxotatus*. — *Schlesische Gesellsch. f. vaterlandische Cultur.*, 1878.
- [2]. — Zur Entwicklungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. — *Arch. f. Anat. Physiol.*, 1879.
- FRITSCH. — The vertebral column of *Sphenodon*. — *Amer. Nat.*, 1886, vol. 20.
- FURBRINGER. — Die Knochen der Extremitäten bei den Schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig, 1^o 1870.
- GADOW, H. [1]. — On the evolution of the vertebral column of fishes. — *Proc. Roy. Soc. London*, 1895, vol. 56.
- [2]. — On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. — *Proc. Roy. Soc. London*, 1895, vol. 58.
- GADOW et miss ABBOTT. — On the evolution of the vertebral column of fishes. — *Trans. Roy. Soc. London*, 1895, vol. 186.
- GAUPP. — Die Entwicklung der Wirbelsäule. *Zool. Centralbl.*, 1896, vol. 3.
- GEGENBAUR [1]. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig, 4^e, 1862.
- [2]. — Traité d'anatomie comparée.
- GERVAIS [1]. — Article Serpent du dictionnaire de d'Orbigny.
- [2]. — Ostéologie de plusieurs espèces d'Amphisbènes. — *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, 3^e série, t. 20, 1853.
- GÖPPERT, E. [1]. — Zur Kenntniss der Amphibienrippen. — *Morph. Jahrb.*, 1895, vol. 22.
- [2]. — Untersuchungen zur Morphologie der Fischenrippen. *Morph. Jahrb.*, 1895, vol. 23.
- [3]. — Die Morphologie der Amphibienrippen. — *Festschrift de Gegenbaur*, Leipzig, 1897.
- GÖTTE [1]. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems. Die Rippen der Urodelen. — *Arch. f. Mikros. Anat.*, 1879, vol. 16.
- [2]. — Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875.
- [3]. — Ueber die Zusammensetzung der Wirbel bei Reptilien. — *Zool. Anz.*, 1894, vol. 17.
- [4]. — Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, 1897, vol. 62.
- GRASSI. — Lo sviluppo della colonna vertebrale nei pesci ossei. — *Atti R. Accad. dei Lincei*, 1883, vol. 7.
- GUNTHER [1]. — Contribution to the anatomy of Hatteria. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1867, vol. 157.
- [2]. — An introduction to the study of fishes. Endimbourg, 1880.
- HASSE [1 à 6]. — Die Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule (six mémoires). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, vol. 53, suppl. 55 et 57, 1892-93.
- [7]. — Allgemeine Bemerkungen über die Entwicklung und die Stammesgeschichte der Wirbelsäule. — *Anat. Anz.*, 1893, vol. 8.

- HASSE et BORN. — Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. — *Zool. Anz.*, 1879, vol. 2.
- HATSCHHECK. — Die Rippen der Wirbeltiere. — *Verhandl. anat. Gesellsch. Berlin*, III, 1889.
- HAY [1]. — The skeletal anatomy of amphiuma during its earlier stages. *Journ. of Morph.*, 1890, vol. 4.
- [2]. — On the structure and development of the vertebral column of Amia. — *Field Columbia Museum Zoolog. series*, 1895, t. I.
- [3]. — Dr Götte on the development of the vertebral column. — *Amer. Nat.*, 1897, vol. 31.
- HEWSON. — Lymphatic system of amphibious animals and fishes. — *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 1768-1769.
- HOFFMANN [1]. Reptilia in Bronn's Tierreich, 3 volumes.
- [2]. — Contribution à l'histoire du développement des Reptiles. *Arch. Néerl.*, 1881, t. 16.
- [3]. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1884, t. 40.
- [4]. — Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. — *Morph. Jahr.*, 1885, vol. 11.
- HYRTL. — Ueber normale quertheilung der Saurierwirbel. — *Sitzungsb. k. Akad. wiss.*, Wien, 1853, vol. 10.
- VON JHERING. — Ueber wirbeldopplung bei Fischen. — *Zool. Anz.*, 188, vol. I.
- KLAATSCH. — Beiträge zur vergleichenden anatomie der Wirbelsäule. — *Morph. Jahrb.*, vol. 19 et suivants.
- KNICKMEYER. — Ueber die Entwicklung der Rippen, querfortsätze und unteren Bogen bei Triton taeniatus. — *Inaug. Dissertatio*, München, 1891.
- LEYDIG. — Muthmasslich Lymphherzen bei Pseudopus. — *Zool. Anz.*, 1886, vol. 9.
- MECKEL. — Traité d'anatomie comparée (traduction Schuster). Paris, 1838, 10 vol. 8°.
- MIVART. — On the axial skeleton of the Urodela. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1870.
- MULLER, AUG. — Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. — *Müller's. Archiv.*, 1853.
- MULLER, JOH. — On the existence of four distinct hearts having regular pulsations connected with the lymphatic system in certain amphibians animals. — *Philos. trans. Roy. Soc. Lond.*, 1833.
- MURRAY. — The vertebral column of certain primitive Urodela. — *Anat. Anz.*, 1897, vol. 13.
- MILNE-EDWARDS, H. — Leçons de physiologie et anatomie comparée. 14 vol. 8°, Paris.
- NICHOLSON et LYDEKKER. — Manual of palæontology. Londres, 1889, 3^e édition.

- OWEN [1]. — Catalogue of the osteological series in the Royal college of surgeons. — Londres, 1853.
- [2]. — Comparative anatomy and physiology of vertebrates. — Londres, 1866, 3 vol. 8°.
- PANIZZA. — Il sistema linfatico dei Rettili. — Pavie, 1833, f°.
- PETER. — Die Wirbelsäule der Gymnophionen. — *Ber. Naturfors. ges. Freiburg*, vol. 9, 1894.
- RATHKE. — Die Entwicklungsgeschichte der Natter. — Königsberg, 1839.
- REMAK. — Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, 1851.
- DE ROCHEBRUNE [1]. — Étude sur les vertèbres dans l'ordre des Ophidiens. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1880, vol. 91.
- [2]. — Mémoire sur les vertèbres des Ophidiens. — *Journ. Anat. Physiol.*, 1881, vol. 17.
- RUSCONI [1]. — Réflexions sur le système lymphatique des Reptiles. — *Ann. des Sc. Nat. (Zoologie)*, 1841, 2^e série, t. 15 et 1847, 3^e série, t. 7.
- [2]. — Sur les vaisseaux lymphatiques des Reptiles. — *Giorn. dell. Instit. Lomb.*, 1843, t. 6.
- SABATIER. — Signification des os en chevrons. — *Acad. Sc. Paris*, 1897, t. 124.
- SALLE. — Untersuchungen über die Lymphapophysen der Schlangen und schlangenähnlichen Saurier. — *Inaug. Dissertatio Göttingue*, 1881.
- SAPPEY [1]. — Anatomie, physiologie, pathologie des vaisseaux lymphatiques, considérés chez l'homme et les vertébrés. — Paris, f° 1874-85.
- [2]. — Traité d'anatomie descriptive. — Paris, 4 vol. 8°, 1889.
- SCHEEL. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier Wirbelsäule. — *Morph. Jahrb.*, 1893, vol. 20.
- SCHLEGEL. — Essai sur la physionomie des Serpents.
- SCHMIDT, LUDW. — Untersuchungen zur kenntniss des Wirbelbaues von *Amia calva*. — *Inaug. Dissertatio*, Strasbourg, 1892.
- SCHULZE. — Abwärtsbiegung des Schwanzteiles bei *Ichthyosaurus*. — *Sitzungsber. kgl. preuss. Akad. Berlin*, 1894.
- SIEBENROCK. — Rumpfskelett der Scincoiden Anguiden und Gerrhausauriden. — *Ann. der K. natur. Hofmus. Wien*, 1895, vol. 10.
- STRAHL [1]. — Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. — *Arch. f. Anat. und Phys.*, 1882.
- [2]. — Zur Geschichte der Reptilen Entwicklung. — *Ergebn. Anat. und Entw.*, 1894, vol. 4.
- STRAUSS-DURCKEIM. — Anatomie descriptive et comparée du Chat.
- TAYLOR. — Osteology of the north american crotalidæ. — *Amer. Nat.*, 1895, vol. 19.
- TESTUT. — Traité d'anatomie descriptive, 3 vol. 8°, Paris, 1893.
- TYSON. — Dissection d'un Serpent à sonnette. — *Phil. Trans. Londres*, 16.
- VALENTIN [1]. — Ueber die Anordnung der Muskelfasern in dem hinteren Lymphherzen des Python. — *Valentin's Repertor. f. Anat. Physiol.*, 1837.
- [2]. — Bemerkungen über die Struktur der Lymphherzen und der Lymphgefässe. — *Joh. Müller's Arch. f. Anat. Physiol.*, 1839.

WEBER. — Ueber das Lymphherz einer Riesenschlange *Python tigris* und eine damit in Verbindungen stehenden Mechanismus wodurch es als Druck und Saugwerk wirken kan. — *Müller's Arch. Anat. Physiol.*, 1835.

WELIKY [1]. — Ueber vielzählige Lymphherzen bei *Salamandra maculosa* und *Siredon pisciformis*. — *Zool. Anz.*, 1884, vol. 7.

— [2]. — Ueber die Lymphherzen bei *Siredon pisciformis*. — *Mélanges biol.*, St-Pétersbourg, 1886, vol. 12.

— [3]. — Ueber die Anwesenheit vielzähliger Lymphherzen bei den Froschlarven. — *Zool. Anz.*, 1886, vol. 9.

ZITTEL. — *Traité de paléontologie* (traduction Barrois).

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
PRÉFACE.....	1
CHAPITRE I. Côtes des Poissons et des Batraciens ..	5
CHAPITRE II. Les pleurapophyses caudales des Sauriens	19
CHAPITRE III. La tête de la côte	23
§ I. Côtes bicipitales et côtes unicipitales	23
§ II. Les côtes des Ophidiens	28
CHAPITRE IV. Les côtes et pleurapophyses bifides.....	39
§ I. Les côtes et apophyses lymphatiques.....	39
§ II. Cœurs lymphatiques de la Vipère	51
§ III. Cœurs lymphatiques de la Couleuvre.....	67
§ IV. Cœurs lymphatiques de l'Orvet	70
§ V. Discussion des homologues.....	80
CHAPITRE V. L'anneau intervertébral... ..	89
CHAPITRE VI. Hœmapophyses et hypapophyses.....	109
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	115

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

BOTANIQUE. — Les Equisetacées.

GÉOLOGIE. — Eocène du Bassin de Paris.

Vu et approuvé :

Paris, le 20 juillet 1898.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

G. DARBOUX

Vu et permis d'imprimer :

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

GRÉARD

PLANCHE V.

Planche V

Cœurs lymphatiques de la Vipère et de la Couleuvre

<i>ao.</i> — Aorte.	<i>p.</i> — Pénis.
<i>c.</i> — Côte.	<i>rétr.</i> — Rétracteur du pénis.
<i>cav.g.</i> — Cavité générale.	<i>s.a.</i> — Sac anal.
<i>cl.</i> — Cloaque.	<i>v.card.</i> — Veine cardinale.
<i>cœ.</i> — Cœur lymphatique.	<i>v.caud.</i> — Veine caudale.
<i>ly.lat.</i> — Sinus lymphatique latéral.	<i>v.il.</i> — Veine iliaque.
<i>ly.tr.</i> — Sinus lymphatique transverse.	

- Fig. 1. — Section transversale de Vipère, montrant les rapports du cœur lymphatique (*cœ*) avec la veine cardinale (*v.card*) et l'anastomose des cardinales.
- Fig. 2. — Section transversale de Vipère au niveau du cloaque, montrant la *côte* bifide et ses rapports avec le cœur lymphatique.
- Fig. 3. — Section transversale de Couleuvre montrant les rapports du cœur lymphatique avec la cavité générale et le sinus lymphatique latéral.
- Fig. 4. — Section transversale de Couleuvre au niveau du cloaque et des veines illiaques : la veine caudale dédoublée est reliée aux cardinales qui reçoivent elles-mêmes les affluents des veines latérales.
-

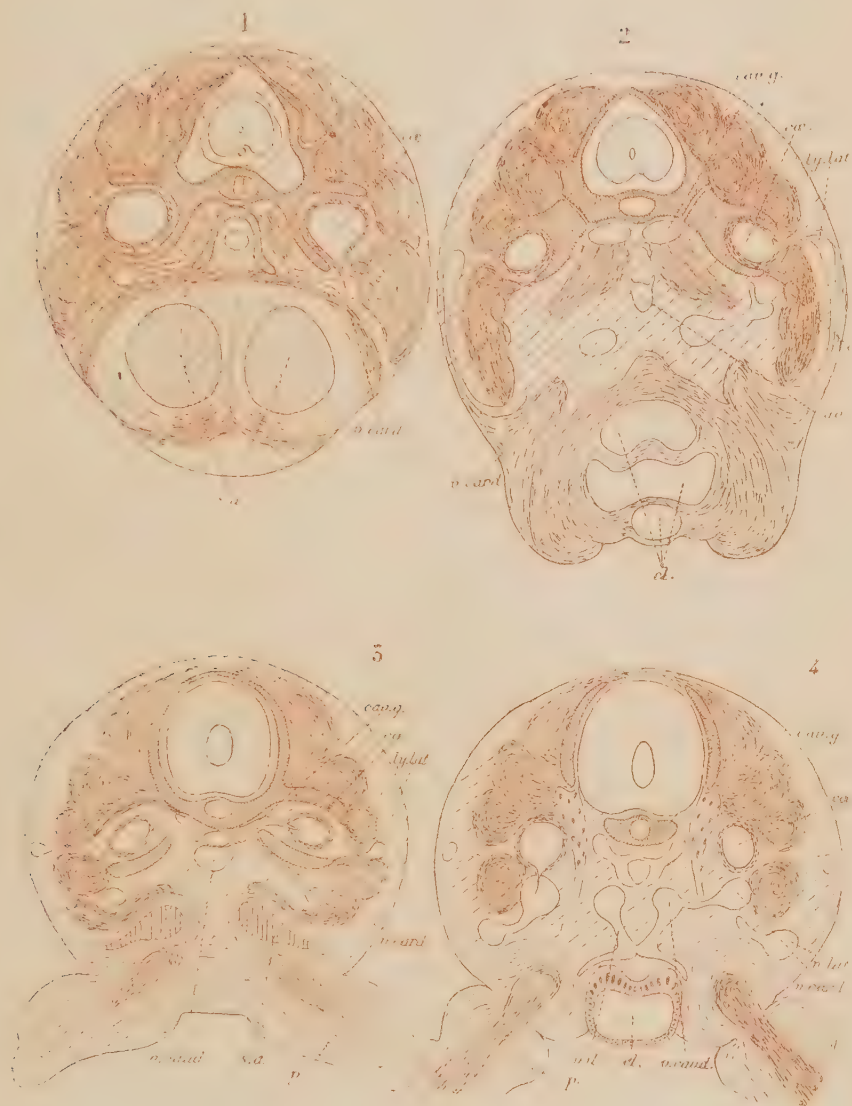


PLANCHE VI.

Planche VI

Cœurs lymphatiques de la Vipère

<i>aff.i.</i> — Affluent lymphatique interne.	<i>n.r.</i> — Nerf rachidien.
<i>ao.</i> — Aorte.	<i>or.</i> — Oreillette du cœur lymphatique.
<i>cav.g.</i> — Cavité générale.	<i>pl.</i> — Pleurapophyse.
<i>cit.</i> — Citerne lymphatique.	<i>pl.i.</i> — Pleurapophyse inférieure.
<i>cl.</i> — Cloaque.	<i>pl.s.</i> — Pleurapophyse supérieure.
<i>cœ.</i> — Cœur lymphatique.	<i>s.a.</i> — Sac anal.
<i>hœ.</i> — Hœmapophyse.	<i>v.card.</i> — Veine cardinale.
<i>ly.lat.</i> — Sinus lymphatique latéral.	<i>v.lat.</i> — Veine latérale.
<i>ly.tr.</i> — Sinus lymphatique transverse.	

Fig. 1. — Coupe sagittale de Vipère, montrant le cœur protégé par le *nebenthorax*, et ses rapports avec la cardinale.

Fig. 2. — Le cœur lymphatique avec une chambre accessoire postérieure ou oreillette (*or*).

Fig. 3. — Section frontale dans la région cloacale de la Vipère.

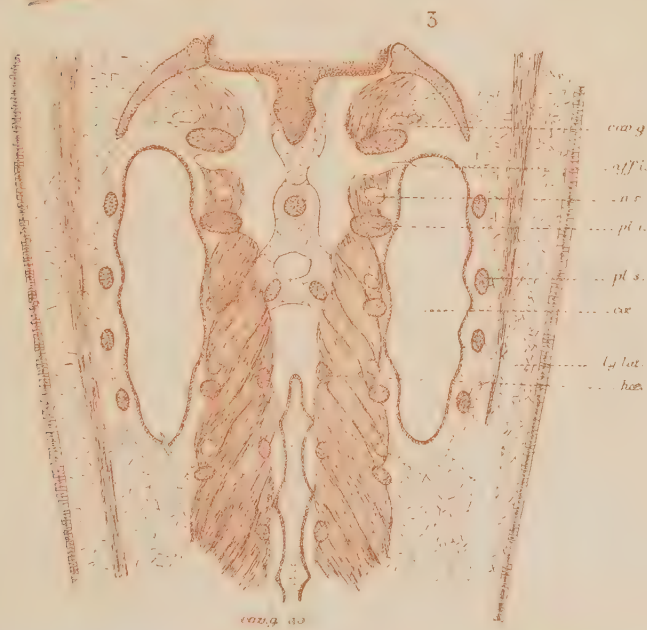


PLANCHE VII.

Planche VII

Cœurs lymphatiques de l'Orvet

<i>aff.i.</i> — Affluent lymphatique interne.	<i>n.v.</i> — Nerf viscéral.
<i>ao.</i> — Aorte.	<i>p.</i> — Pénis.
<i>c.</i> — Côte.	<i>pl.</i> — Pleurapophyse.
<i>cav.g.</i> — Cavité générale.	<i>pl.i.</i> — Pleurapophyse inférieure.
<i>cit.</i> — Citerne lymphatique.	<i>pl.s.</i> — Pleurapophyse supérieure.
<i>cl.</i> — Cloaque.	<i>rétr.</i> — Rétracteur du pénis.
<i>cœ.</i> — Cœur lymphatique.	<i>rud.</i> — Rudiment de la ceinture.
<i>ly.lat.</i> — Sinus lymphatique latéral.	<i>sept.</i> — Septum horizontal.
<i>ly.tr.</i> — Sinus lymphatique transverse.	<i>v.caud.</i> — Veine caudale.
<i>n.r.</i> — Nerf rachidien.	

- Fig. 1. — Section transverse d'Orvet, au niveau du cœur lymphatique postérieur (oreillette).
- Fig. 2. — Section transverse dans la partie moyenne de l'oreillette.
- Fig. 3, 4, 5. — Sections transverses d'Orvet à hauteur du ventricule : on y voit les rapports de cette cavité, avec le sinus latéral, la citerne lymphatique inférieure, et la cavité générale.
-

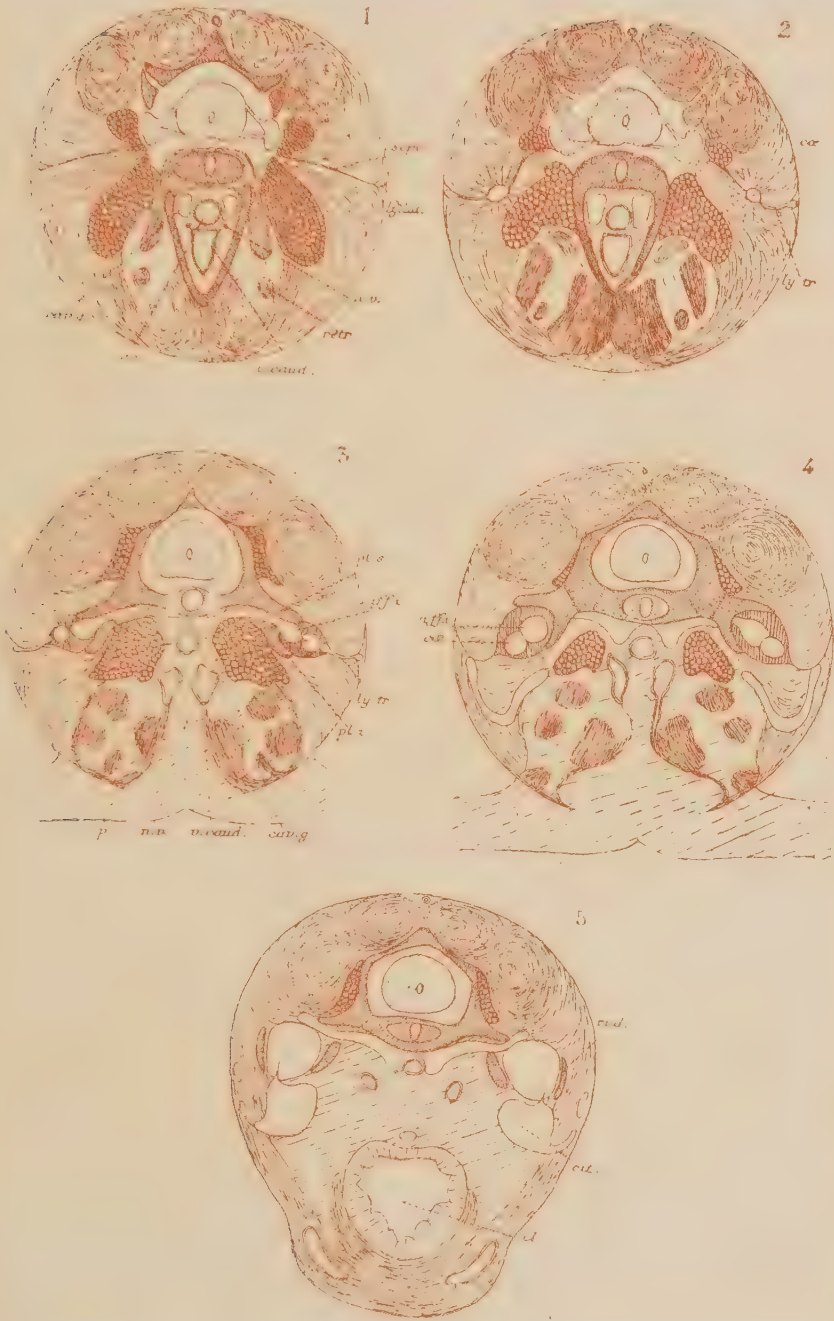


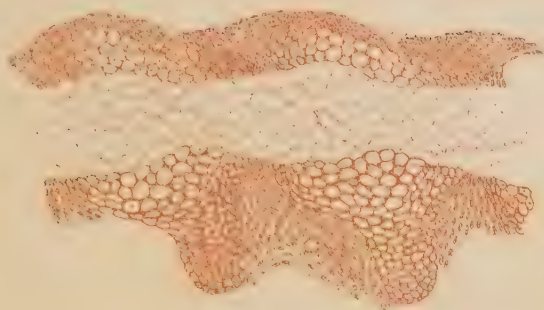
PLANCHE VIII. •

Planche VIII

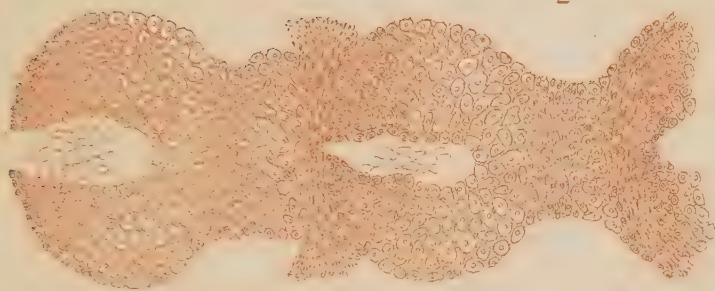
Anneau intervertébral de la Vipère

- Fig. 1. — Coupe sagittale dans la colonne vertébrale d'une très jeune Vipère : les anneaux intervertébraux sont formés de tissu conjonctif non différencié.
- Fig. 2. — Coupe frontale de Vipère : l'anneau intervertébral est légèrement fibreux : les deux extrémités de la vertèbre sont reliées par un col cartilagineux avec cellules allongées.
- Fig. 3. — Coupe sagittale d'une vertèbre légèrement ossifiée : le col vertébral est en voie de résorption.
-

1



2



3

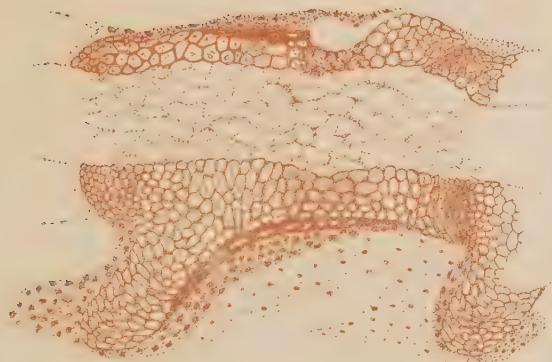


PLANCHE IX.

Planche IX

Fig. 1. — Coupe sagittale d'une vertèbre de Couleuvre au début de l'ossification.

Fig. 2. — Coupe frontale dans la région caudale de l'Orvet.

Fig. 3, 4, 5, 6. — Passage des hypapophyses aux hœmapôphyses de la Vipère.

